

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Klára Daňková

Mimeze pestřenkovitých (Diptera: Syrphidae) v kontextu selekčních tlaků
ze strany predátorů, termoregulace a pohlavního výběru

Mimicry of hoverflies (Diptera: Syrphidae) in the context of selection pressures from
predators, thermoregulation and sexual selection

Diplomová práce

Školitel: Mgr. Petr Janšta, Ph. D.

Konzultanti: Mgr. Jiří Hadrava, doc. Petr Bogusch, Ph. D.

Praha, 2019

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 12. 8. 2019

.....

Klára Daňková

Poděkování

V první řadě bych ráda poděkovala mému školiteli Petru Janštovi, za jeho podporu a trpělivé, laskavé vedení, a mým konzultantům, Petru Boguschovi za podněty a inspiraci, a Jiřímu Hadravovi, za pomoc s určováním obtížnějších druhových skupin, konzultace ohledně statistiky a cenné rady.

Můj velký dík pak patří Lukáši Janošíkovi, jenž je nejen autorem některých fotografií využitých v mé diplomové práci, statistickým konzultantem, pomocníkem při měření dat v terénu a korektorem, nýbrž (a především) mým tolerantním a chápajícím životním partnerem.

Děkuji také Antonínu Hlaváčkovi, který se velkou měrou podílel na měření v terénu, určování a vážení vzorků, ale především mi byl kolegou a kamarádem, a bez jehož dobře mířených otázek by představovaná práce v této podobě nejspíš vůbec nevznikla.

Za perfektní vedení stáže na Flinders University a zažehnutí nadšení pro propojování oborů děkuji Karin Nordström, a také jejímu týmu, jmenovitě Sarah Nicholas, za zaučení do metodiky chovu pestřenek, Malin Thyselius, Kevinovi Trunksovi a Richardovi Leibbrandtovi, za podnětné nápady.

Za zapůjčení vybavení děkuji Entomologickému ústavu AV ČR, a to jmenovitě Oldřichu Nedvědovi a Janu Klečkovi.

Neméně velký dík patří také Zuzaně Chumové, za její obětavost a korektury, a Zdeňkovi Janovskému a Martinovi Weissrovi za statistické konzultace. Děkuji také Evě Matouškové, Celi Korittové a Michaelu Mikátovi, za připomínky, nápady a stálou inspiraci.

Děkuji Nadačnímu fondu Přírodovědecké fakulty UK a Fondu mobility Univerzity Karlovy za finanční podporu.

V neposlední řadě děkuji své milující rodině a všem přátelům.

Abstrakt

Schopnost termoregulace hraje v životě organismů důležitou roli, ať už během hledání potravy, úniku před predátory, pohlavního výběru, tak u přezimování. Kromě toho však může tlak na efektivní termoregulaci organismy ovlivňovat i na evoluční úrovni. Někteří autoři se kloní ke tvrzení, že stojí rovněž za udržováním tzv. nepřesné mimeze u pestřenkovitých (Diptera, Syrphidae).

Tato diplomová práce si klade dva cíle: 1) studovat vztah mezi termoregulací, přesností mimeze a napodobovaným modelem, 2) blíže prozkoumat efekt vývojové teploty na příkladu středně přesného mimetika včely medonosné, pestřenky *Eristalis tenax*.

V první části projektu byl změřen rozdíl mezi teplotou těla a teplotou prostředí (T_{diff}) u 566 jedinců 47 druhů pestřenek. Mezi přesností mimeze a T_{diff} nebyl nalezen průkazný vztah. Bylo však zjištěno, že pestřenky v T_{diff} vykazují výrazný pohlavní dimorfismus. Zatímco T_{diff} samic byl nižší a příliš nezávisel na vnitřních nebo vnějších faktorech, samci měli vyšší T_{diff} , který byl silně ovlivněn aktivitou (letící > sedící) a napodobovaným modelem (čmeláci mimetici > mimetici včely medonosné > mimetici vos > mimetici drobných tmavých včel). Patrně jde o důsledek silného tlaku pohlavního výběru na termoregulaci samců během dvoření (leku).

Druhá část projektu byla zaměřena na vývoj pestřenky druhu *Eristalis tenax* v laboratoři při třech různých vývojových teplotách. Druh *E. tenax* nevykazoval termální melanismus, ale vývojová teplota u něj ovlivňovala aktivitu v nízkých teplotách. Na základě těchto výsledků lze soudit, že přesnější mimetici mohou namísto termálního melanismu adaptovat na teplotu pouze fyziologicky, aniž by při tom museli snížit přesnost své podobnosti s modelem.

Lze se domnívat, že trade-off mezi mimezí a termoregulací sice není hlavním důvodem udržování nepřesné mimeze u pestřenkovitých, ale selekční tlak na termoregulaci může mít na zbarvení pestřenek a jeho plasticitu vliv.

Klíčová slova: evoluce, mimeze, Syrphidae, termoregulace, zbarvení

Abstract

Thermoregulation plays an important role in organisms' lives during foraging, escaping from predators, sexual selection or overwintering. Moreover, pressure on efficient thermoregulation could affect species on an evolutionary level and was recently hypothesized to maintain imperfect mimicry in hoverflies (Diptera, Syrphidae).

We set these two aims: 1) to study relationships between thermoregulation, mimicry accuracy and resembled model, 2) to closely study effect of developmental temperature in an intermediately accurate honeybee mimic, *Eristalis tenax*.

In the first part of the project, we examined temperature excess of 566 specimens in 47 species of hoverflies in the field. We did not find significant effect of mimicry accuracy on temperature excess in our data. However, we found a strong sexual dimorphism. Females had lower temperature excess, which was very resilient to internal and external factors, whereas males had higher temperature excess, influenced by activity at time of capture (flying > sitting) and resembled model (bumblebee-mimics > honeybee-mimics > wasp-mimics > solitary bee-mimics). We suggest, that males are pushed to higher temperature excess by sexual selection within lekking.

In the second part of the project, we reared *E. tenax* in three different temperatures in laboratory conditions. *E. tenax* did not demonstrate thermal melanism, however, developmental temperature affected its activity in low temperatures. We conclude, that more accurate mimics could use physiological mechanisms instead of thermal melanism to adapt to developmental temperatures, which allows them not to lose their mimetic accuracy.

We conclude, that trade-off between thermoregulation and mimicry is not the key maintaining mechanism of imperfect mimicry in hoverflies, even though selection pressure on thermoregulation could affect coloration and its plasticity in hoverflies to some extent.

Key words: coloration, evolution, mimicry, Syrphidae, thermoregulation

Obsah

Poděkování	5
Abstrakt.....	6
Abstract	6
1. Úvod.....	10
1.1. Pestřenkovití (Diptera: Syrphidae) a jejich Batesovská mimeze	10
1.2. Diverzita mimeze u pestřenkovitých	11
1.3. Nepřesná mimeze u pestřenkovitých	12
1.4. Hypotézy vzniku a udržování nepřesné mimeze.....	13
1.5. Termoregulace u pestřenkovitých – klíč k nepřesné mimezi?.....	16
2. Cíle práce	18
3. Metodika	19
3.1. Terénní experimenty	19
3.1.1. Výběr lokalit a sběr vzorků.....	19
3.1.2. Měření tělesné teploty.....	19
3.1.3. Určení napodobovaného modelu a přesnosti mimeze.....	20
3.1.4. Statistická analýza	22
3.2. Laboratorní experimenty.....	23
3.2.1. Výběr modelového druhu.....	23
3.2.2. Laboratorní chov vajíček a larev.....	24
3.2.3. Stádium kukly v různých teplotách	24
3.2.4. Vliv vývojové teploty na úspěšnost ekloze	26
3.2.5. Vliv vývojové teploty na aktivitu pestřenek v různých teplotách.....	26
3.2.6. Vliv vývojové teploty na morfologii a zbarvení.....	28
3.2.7. Vliv vývojové teploty na hmotnost a její změny v čase	29
3.2.8. Vliv vývojové teploty na přežívání.....	29
3.2.9. Statistická analýza	30

4.	Výsledky.....	31
4.1.	Terénní experimenty.....	31
4.1.1.	Vztah mezi teplotou těla a teplotou okolí.....	31
4.1.1.2.	Faktory ovlivňující T_{diff}	31
4.2.	Laboratorní experimenty.....	42
4.2.1.	Vliv vývojové teploty na úspěšnost ekloze	42
4.2.2.	Vliv vývojové teploty na aktivitu pestřenek v různých teplotách.....	42
4.2.1.	Vliv vývojové teploty na morfologii a zbarvení.....	45
4.2.2.	Vliv vývojové teploty na hmotnost a její změny v čase	48
4.2.3.	Vliv vývojové teploty na délku dožití.....	49
5.	Diskuse	52
5.1.	Fakultativní endotermie u pestřenkovitých.....	52
5.2.	Přesnost mimeze a termoregulace.....	52
5.3.	Napodobovaný model a termoregulace	53
5.4.	Sexuální dimorfismus v termoregulaci.....	54
5.5.	Vliv vývojové teploty na úspěšnost ekloze	56
5.6.	Vliv vývojové teploty na aktivitu v různých teplotách	56
5.7.	Vliv vývojové teploty na zbarvení	59
5.8.	Vliv vývojové teploty na morfologii	60
5.9.	Vliv vývojové teploty na hmotnost.....	61
5.10.	Vliv vývojové teploty na přežívání.....	61
6.	Závěr.....	63
7.	Seznam použité literatury.....	65
	Přílohy.....	70
7.1.	Seznam druhů z terénních pokusů a jimi napodobovaných modelů.....	70
7.2.	Seznam zkratk latinských názvů modelů	73

1. Úvod

1.1. Pestřenkovití (Diptera: Syrphidae) a jejich Batesovská mimeze

Batesovská mimeze je jev, kdy neškodný druh napodobuje druh nebezpečný nebo nepoživatelný, aby se chránil před predací (Bates, 1862). Vyskytuje se v řadě skupin živočichů a může zahrnovat adaptace morfologické (např. Kunte, 2009; McIver & Stonedahl, 1993; Waldbauer, 1970), behaviorální (Golding et al., 2005; Penney et al., 2014) i například akustické (Barber & Conner, 2007).

Nejrozmanitějších podob nabývá Batesovská mimeze u čeledi pestřenkovitých (Syrphidae), kteří mimetizují žahadlové blanokřídlé (Aculeata) (Howarth et al., 2000). Pestřenkovití patří do skupiny krátkorohého dvoukřídlého hmyzu (Diptera, Brachycera), konkrétně do skupiny Cyclorrhapha a v rámci ní do skupiny Aschiza, která je však patrně parafyletickým taxonem (Wiegmann et al., 2003; Yeates et al., 2007; Wiegmann et al., 2011).

Pestřenkovití jsou kosmopolitně rozšířenou čeledí, vyskytují se na všech kontinentech vyjma Antarktidy (Thompson & Vockeroth, 1989), a to v širokém spektru biotopů. Dosahují diverzity kolem 6000 popsáných druhů (Thompson & Rotheray, 1998), z čehož více než 400 druhů se vyskytuje v České republice (Mazánek, 2006). V současné době se pestřenkovití dělí na čtyři podčeledi, Microdontinae, Pipizinae, Syrphinae a Eristalinae, ale fylogenetické vztahy mezi jednotlivými podčeleděmi nejsou dosud příliš vyjasněné. Dosavadní poznatky založené jak na morfologických, tak genetických datech, naznačují, že Microdontinae jsou patrně sesterští všem ostatním pestřenkám a podčeledi Syrphinae a Pipizinae jsou nejspíše monofyletické a vzájemně sesterské (Ståhls et al., 2003; Young et al., 2016), podčeď Eristalinae je však patrně parafyletická (Mengual et al., 2015; Ståhls et al., 2003; Young et al., 2016). Vnitřní vztahy v rámci podčeledí jsou v současné době založené převážně na morfologických datech a jednogenových analýzách, při použití multigenového přístupu se však ukázalo, že současné vymezení jednotlivých tribů skutečnou fylogenezi nejspíš vůbec neodráží (Young et al., 2016). Jednotlivé rody nelze bez dalšího komplexního multigenového přístupu do tribů spolehlivě zařadit, a v budoucnu se tedy patrně dočkáme ve fylogenezi pestřenek velkých změn.

Pestřenkovití se vyskytují v širokém spektru biotopů a mají velmi diverzifikované larvální strategie, od saprofágie (Eristalini), herbivorie (Eumerini), koprofágie

(Rhingiini), přes inkvilinismus v hnízdech sociálních blanokřídlých (Volucellini, Microdontinae) či predaci mšic (Syrphinae, Pipizinae) (Thompson & Vockeroth, 1989). Dospělé pestřenky se pak živí nektarem a pylem (Holloway, 1976), a vzhledem k vysoké abundanci v krajině patří k jedněm z nejvýznamnějších skupin opylovačů (Szymank et al., 2008).



Obrázek 1 Pestřenkovití (Syrphidae). Zleva:

1. řada: *Helophilus pendulus*, *Syritta pipiens*, *Eristalis intricaria*
2. řada: *Ornidia obesa*, *Sericomyia silentis*, *Ferdinandea cuprea*
3. řada: *Criorhina berberina*, *Eristalis tenax*, *Episyrphus balteatus*

Foto: Lukáš Janošík

1.2. Diverzita mimeze u pestřenkovitých

Pestřenkovití jsou sice modelovým taxonem pro řadu výzkumů, od studií zaměřených na opylovače (Biesmeijer et al., 2006) po práce věnující se neurofyzilogii (Egelhaaf et al., 2003), největší vědecká pozornost je na ně však upírána kvůli jejich Batesovské mimezi.

Pestřenkovití jsou Batesovskými mimetiky žahadlových blanokřídlých (Aculeata). Napodobují široké spektrum modelů (**Obrázek 1**), za jejich modely jsou považováni

například čmeláci (*Bombus spp.*), včela medonosná (*Apis mellifera*), vosy (*Dolichovespula spp.*, *Vespula spp.*), vosíci (*Polistes spp.*), sršně (*Vespa crabro*), nomády (*Epeolus spp.*), pískorypky (*Andrena spp.*), ploskočelky (*Lasioglossum spp.*) nebo ruděnky (*Sphecodes spp.*) (Bogusch, 2016; Hassall et al., 2019; Howarth et al., 2000). Napodobování konkrétních modelů se u pestřenek vyvinulo vícekrát nezávisle na sobě (Mengual et al., 2015; Penney et al., 2012) a je variabilní i na úrovni rodu (Penney et al., 2012; Rotheray & Gilbert, 2011).

1.3. Nepřesná mimeze u pestřenkovitých

Mimeze pestřenkovitých je nesmírně variabilní nejen v napodobovaném modelu, nýbrž i v míře přesnosti, s jakou pestřenky své modely napodobují. Některé druhy pestřenek dosahují téměř dokonalé mimeze a napodobují i chování svého modelu, například mimetizují styl letu (Golding et al., 2005) či předstírají bodnutí žihadlem (Rashed et al., 2009), jiné pestřenky však své modely připomínají velmi nepřesvědčivě, tzv. nepřesná mimeze (Gilbert, 2005; Sherratt, 2002). Existence nepřesné mimeze je poněkud paradoxní, neboť přesnější mimetici jsou před predátory lépe chráněni, než nepřesní (Dittrich et al., 1993; Mostler, 1935), a nepřesní mimetici by měli být ze strany predátora neustále selektováni na zdokonalování své mimeze. Navzdory tomuto faktu se zdá, že nepřesných mimetiků je napříč různými živočišnými skupinami více než přesných (Pekár et al., 2011).

Mechanismy udržování nepřesné mimeze u pestřenek se snažila objasnit celá řada hypotéz (pro jejich úplný výčet a podrobnější vysvětlení odkazujeme na některé z review na toto téma, například Edmunds, 2000 nebo Sherratt, 2002). Jmenovitě to byly např. 1) Hypotéza více modelů (Multiple models hypothesis), nepřesný mimetik nepřipomíná žádný model dokonale, neboť napodobuje víc modelů současně (Sherratt, 2002); 2) Hypotéza porušené rovnováhy (Disequilibrium hypothesis), nepřesná mimeze je následkem nerovnováhy mezi vysokou početností kořisti a nízkou početností predátora, následkem čehož je selekce mírnější a nevede k neustálému zpřesňování (Azmeah et al., 1998); 3) Hypotéza pozorovatele (Eye-of-the-beholder hypothesis), predátoři, kteří mimetiky selektují, mají odlišné vnímání než lidé a považují nepřesné mimetiky za přesné (Cuthill & Bennett, 1993); 4) Hypotéza satyrické mimeze (Satyric mimicry hypothesis), nepřesný mimetik svým netypickým vzhledem ("ani ryba, ani

rak") predátora zmate, čímž získá čas na únik (Howse & Allen, 1994); 5) Hypotéza odporného modelu (Exceptionally noxious model hypothesis), je-li model dostatečně odporný nebo nebezpečný, predátoři se budou vyhýbat všemu, co ho jen trochu připomíná (Duncan & Sheppard, 1965); 6) Hypotéza evolučního závodu (Chase-away hypothesis), modely jsou v evoluci selektovány na nepodobnost s mimetikem, zatímco mimetici na podobnost, nepřesná mimeze je výsledkem těchto protichůdných tlaků (MGuire et al., 2006); 7) Hypotéza evolučních omezení (Constraints hypothesis), proti zpřesňování predátora působí jiný selekční tlak (Taylor et al., 2016).

Podstatně menší množství prací se však věnuje experimentálnímu testování těchto hypotéz. Výjimku tvoří několik studií z posledních let, které za pomoci různorodých experimentálních přístupů shromažďují vodítka o pravděpodobných mechanismech udržování nepřesné mimeze u pestřenek (Penney et al., 2012; Taylor et al., 2016).

1.4. Hypotézy vzniku a udržování nepřesné mimeze

Porovnávání mimetiků s modely v mnohorozměrném prostoru (Penney et al., 2012) naznačilo, že nepřesní mimetici nejspíš nejsou „mezistupněm“ mezi různými modely. Na základě toho můžeme odhadovat, že za nepřesností mimeze u pestřenek pravděpodobně nestojí hypotéza více modelů.

Nepříliš dobře podpořená se zdá být hypotéza porušené rovnováhy. V případě pestřenek jsou tato hypotéza podkládána faktem, že některé druhy nepřesných vosích mimetiků dosahují v krajině nezvykle vysokých abundancí a počtem převyšují své modely (Azmeah et al., 1998). To bylo v dřívějších pracích přičítáno např. změnám v zemědělské krajině vlivem hospodaření člověka (Azmeah et al., 1998), které, dle autorů, vedly ke skokovému navýšení množství potravních příležitostí pro pestřenky s aphidofágními (mšicožravými) larvami, zvýšení abundance těchto druhů, a následně snížení tlaku selekce na přesnost mimeze, neboť predátoři tyto „přemnožené“ pestřenky nedokázali efektivně selektovat. To však poněkud odporuje faktu, že nepřesná i přesná mimeze se u pestřenek objevují už před desítkami milionů let, a to víceméně v jejich dnešní podobě, a většinu fosilií pestřenek z terciéru lze na základě morfologie zařadit do recentních rodů (Hull, 1945).

Hypotéza pozorovatele stojí na předpokladu, že nepřesní mimetici jsou relevantními predátory považováni za přesné, neboť mají odlišné percepční a kognitivní schopnosti než lidé. Za hlavní selekční agens mimeze u pestřenek jsou považováni hmyzožraví ptáci (Cott, 1940; Rettenmeyer, 1970). Tušíme, že percepce ptáků a lidí se v některých rysech liší – ptáci od sebe například jednotlivé objekty rozlišují na základě podoby objektu „jako celku“, zatímco lidé rozlišují spíše na základě jedné nejvýraznější charakteristiky, ve které se dva objekty odlišují, například tvaru nebo velikosti (Dittrich et al., 1993; Taylor et al., 2017). I barevné vidění je u ptáků je odlišné než u lidí (Stobbe et al., 2009). Prací, které by se však věnovaly hodnocení přesnosti mimeze u pestřenek pomocí hmyzožravých ptáků, není mnoho. Výjimkou jsou některé starší studie (Dlusski, 1984; Heal, 1982; Mostler, 1935), které sice poskytují vodítko o tom, které druhy pestřenek ptáci považují za přesnější než jiné, ale tyto studie obvykle pracují jen s několika málo druhy pestřenek, a téměř úplně v nich chybí běžné druhy menších, nepřesných mimetiků. Otázce nepřesnosti mimeze se detailněji věnovala kategorizační studie prováděná na holubech (Dittrich et al., 1993), kteří se však hmyzem přirozeně neživí. Některé studie pak využívaly k hodnocení nepřesnosti mimeze jako „predátory“ lidské pozorovatele (Taylor et al., 2017), což je vzhledem k důvodům uvedeným výše opět velké zjednodušení. I přesto z dostupných informací dovedeme odvodit, že alespoň některé druhy nepřesných mimetiků jsou za nepřesné patrně považovány i hmyzožravými ptáky (Dlusski, 1984; Mostler, 1935), byť v některých případech se hodnocení lidí a ptáků (holubů) rozcházelo (Dittrich et al., 1993). Hypotéza pozorovatele patrně nebude hlavním důvodem existence nepřesné mimeze, nicméně dosavadní znalosti o percepci pestřenek predátory jsou pro jakýkoliv další závěr nedostačující.

Hypotéza satyrické mimeze také není příliš dobře podpořeným vysvětlením. Vychází z předpokladu, že predátoři (ptáci) jsou zmateni z neobvyklého vzhledu nepřesného mimetika, protože si ho nedovedou zařadit ani mezi blanokřídlé, ani mezi dvoukřídlé, a tím mu poskytnou čas na únik (Howse & Allen, 1994). Není však důvod předpokládat, že nepřesný mimetik bude ptákům připadat podivnější než kterýkoliv jiný hmyz. Podobu blanokřídlých, jejich mimetiků ani nemimetických dvoukřídlých hmyzožraví ptáci vrozeně zafixované nemají, a při prvním setkání mezi nimi nečiní žádný rozdíl (Mostler, 1935). Kromě toho, nepřesní mimetici své modely v krajině počtem leckdy převyšují (Howse & Allen, 1994), a ptáci tak mají mnoho příležitostí se s nimi setkat. Pokud by byli překvapeni jejich vzhledem při prvním setkání, tak po

několika setkáních by taková ochrana patrně pozbyla účinku. Z těchto důvodů nemůže být hypotéza satyrické mimeze považována za příliš věrohodné vysvětlení.

Hypotéza evolučního závodu předpokládá, že zatímco mimetici se svým modelům v evoluci přibližují a jsou jim stále podobnější, modely jsou naopak selektovány na to, aby byly od mimetiků rozpoznatelné (McGuire et al., 2006), neboť přesnost mimetiků zvyšuje riziko, že si predátor modely s mimetiky splete. Předpokladem hypotézy evolučního závodu je, že nepřesní mimetici jsou za svou nepřesnost penalizováni, a jsou tedy méně biologicky zdatní než přesní mimetici (Kikuchi et Pfennig, 2013). Nicméně nepřesní vosí mimetici jsou často vysoce abundantní a nezdá se, že by jim v tomto ohledu jejich nepřesnost mimeze příliš škodila (Azmeh et al., 2009). Nepřesní vosí mimetici se také, co se týká zbarvení a morfologie, v posledních desítkách milionů let příliš nezměnili (Hull, 1945), což této hypotéze rovněž příliš nenahrává. Nelze nicméně vyloučit, že se mechanismus „evolučního závodu“ mezi pestřenkami a jejich modely možná lokálně uplatňuje, např. u mimeze čmeláků, pročež by mohl svědčit fakt, že čmeláci i jejich mimetici vykazují vysokou variabilitu zbarvení (Gilbert et al., 2005). Nicméně mimetici čmeláků jsou obvykle považováni za velmi přesné (Gilbert et al., 2005), a tudíž jejich případný „evoluční závod“ s modely příliš nepřispívá k poznání, co u pestřenek udržuje nepřesnou mimezi.

Hypotéza odporného modelu předpokládá, že mimetici modelů, které jsou pro predátory velmi nebezpečné nebo velmi chuťově odporné, budou chráněni i v případě, že se svému modelu nebudou podobat dokonale, neboť selekce na přesnost nebude tak silná (Duncan & Sheppard, 1965). Tato hypotéza je u pestřenek obvykle podkládána faktem, že ptáci ve velké míře odmítají vosy (Mostler, 1935), a zároveň mezi mimetiky vos nalézáme řadu nepřesných mimetiků (Edmunds, 2000). Této hypotéze nicméně odporuje fakt, že někteří mimetici vos své modely napodobují velmi přesně – za platnosti této hypotézy v jejím nejjednodušším znění by ke zpřesňování mimeze neměli žádný důvod (Edmunds, 2000).

Poměrně slibným vysvětlením nepřesné mimeze se zdá být hypotéza evolučních omezení. Morfometrické analýzy (Taylor et al., 2016) ukázaly, že existuje negativní vztah mezi množstvím černé barvy na zadečku a přesností mimeze. Autoři studie si tuto skutečnost vysvětlují jako trade-off mezi mimezí a termoregulací. Existenci tohoto trade-off lze u mimetického hmyzu předpokládat, neboť oba jmenované selekční tlaky se podílejí na utváření zbarvení, a v některých situacích mohou působit protichůdně.

Množství černé barvy je nicméně velmi hrubá aproximace termoregulačních schopností, neboť v létě mají termoregulační výhodu nejspíše naopak světlé pestřenky (Ottenheim et al., 1999), a síla efektu barvy na udržování teploty závisí na více proměnných, například na velikosti (Stevenson, 1985) nebo tvaru těla (Digby, 1955). Abychom tak pochopili vztah mezi mimezí a termoregulací, bylo by vhodné použít jako aproximaci termoregulačních schopností lépe vypovídající veličinu.

1.5. Termoregulace u pestřenkovitých – klíč k nepřesné mimezi?

Co se týká tělesné teploty, čelí pestřenky mnohým výzvám. Od hledání potravy na květech i během horkých letních dní, přes přezimující samice některých druhů (Hondelmann & Poehling, 2007), samce, na jejichž termoregulační schopnosti jsou kladeny nároky při dvoření za chladných rán (Gilbert, 1984), a v neposlední řadě i potřebu dostatečné tělní teploty na únik před predátorem nebo napodobování stylu letu modelu (Golding et al., 2001; Golding et al., 2005). Některé druhy jsou navíc rozšířeny kosmopolitně (např. *Eristalis tenax*) a setkávají se tak se širokým spektrem klimatických podmínek.

Z předchozích studií, které se problematice tělních teplot a termoregulace u pestřenek věnovaly, víme, že u pestřenek existuje řada adaptací, které jim pomáhají vyrovnat se s různými teplotami okolí. Pestřenkovití patří mezi hmyz, který je schopen fakultativní endotermie, tedy dovedou za určitých okolností pomocí svalového třesu (shivering), za zapojení létacích svalů, udržovat teplotu těla nad teplotou okolí (Heinrich & Pantle, 1975). Kromě tohoto mechanismu pestřenky využívají ke zvyšování tělesné teploty také slunění (basking) (Heinrich & Pantle, 1975). Schopnost endotermie pak můžeme aproximovat rozdílem mezi teplotou těla a teplotou okolí neboli veličinou „temperature excess“, T_{diff} (Digby 1955, Kleckova et al., 2014).

U několika druhů pestřenek byla prokázána existence termálního melanismu, tedy změny zbarvení v závislosti na teplotě při vývoji (Dušek & Láska, 1974). Termální melanismus se obvykle vysvětluje jako adaptace, která svým nositelům napomáhá lépe prospívat v teplotě, ve které se vyvíjely, nicméně experimentálních důkazů máme spíše pomálu. Adaptivní význam termálního melanismu u pestřenek dokládá pouze studie přežívání u pestřenky *Eristalis arbustorum* (Ottenheim et al., 1999). V této studii autoři prokazují, že pestřenky, které se vyvíjely (prožily stádium kukly) ve 20 °C, přežívají

v letním počasí ve voliére lépe, než pestřenky vyvíjející se v 10 °C, a přičítají tento fakt jejich světlému zbarvení, které dle jejich vysvětlení zabraňuje přehřátí. Na modelovém druhu *Eristalis arbustorum* se pak dále ukázalo, že vývojová teplota může ovlivnit velikosti křídel a hrudi (Ottenheim & Volmer, 1999). Není však jasné, jaké má tato fenotypová plasticita (= schopnost genotypu vytvářet v reakci na podmínky prostředí různý fenotyp) na život pestřenek, zvláště v kontextu termoregulace, dopady.

2. Cíle práce

- 1) Testovat, zda u pestřenek existuje trade-off mezi přesností mimeze a termoregulací, a konfrontovat tak hypotézu evolučních omezení.
- 2) Testovat, zda se liší termoregulace pestřenek napodobujících různé modely.
- 3) Na příkladu včelího mimetika *Eristalis tenax* studovat vliv vývojové teploty na morfologii, zbarvení, přežívání, aktivitu a úspěšnost ekloze.
- 4) Zjistit, zda pestřenka *Eristalis tenax*, již evropská populace nevykazuje termální melanismus, má jiné fenotypově plastické adaptace k zachování aktivity v extrémních teplotách, a srovnat výsledky s dříve publikovanými studiemi na méně přesně mimetizujícím, příbuzném druhu *Eristalis arbustorum*.

3. Metodika

3.1. Terénní experimenty

3.1.1. Výběr lokalit a sběr vzorků

Pestřenky jsme sbírali v květnu až srpnu 2018 v České republice, a to na lokalitách na území Prahy (Přírodní park Šárka-Lysolaje, NPP Černá rokle, PP Vizerka), Plzně (Třemošenský rybník), v Orlických horách (Julinčino údolí, Orlické Záhoří, Říčky v Orlických horách), na Kutnohorsku (Vernýřov) a na Znojemsku (Hnanice, Retzbach, Nový Šaldorf). Lokality a časy jejich návštěv jsme zvolili tak, aby byla podchycena diverzita přesnějších i méně přesných mimetiků napodobujících různé druhy žahadlových blanokřídlých (viz kapitola 7.1).

Celkem jsme nasbírali 565 jedinců v 55 druzích náležících do 28 rodů ve dvou podčeledech, Syrphinae a Eristalinae. Podčeledi Pipizinae a Microdontinae jsme se rozhodli do výzkumu nezahrnout, a to z důvodu jejich relativní vzácnosti a nedostatku literárních podkladů, co se týká napodobovaného modelu a přesnosti mimeze.

3.1.2. Měření tělesné teploty

Pestřenky jsme selektivně chytali entomologickou sítíkou. Bezprostředně po odchycení jsme měřeného jedince zastínili a skrze entomologickou síťku jsme mu do středu hrudi shora vpíchnuli termistorovou sondu, aniž by došlo ke kontaktu mezi pestřenkou a výzkumníkem. Pokud mezi chycením a okamžikem měření uběhlo více než 7 sekund, pak jsme toto pozorování vyřadili, aby nedošlo ke zkreslení výsledků. U každého změřeného jedince jsme následně zastíněnou sondou změřili teplotu vzduchu (T_{env}) ve výši 1,3 m nad zemí. K měření byla využívána jehličková sonda Omega HYP0-33-1-T-G-60-SMP-M (průměr 0,2 mm) v kombinaci s teploměrem Physitemp Microprobe Thermometer Bat-12, později s teploměrem Omega HH80GAU. Protože dodržení sedmisekundového časového limitu bylo v jednom člověku poměrně složité, prováděli jsme měření ve dvou osobách, kdy jeden výzkumník pestřenku zafixoval napnutím síťoviny entomologické sítěky a druhý vpíchl sondu.

Zaznamenali jsme, zda jedinec letěl či seděl, přičemž do kategorie létání jsme řadili jak přelétávání mezi stanovišti, tak i vznášení se na místě (hovering), a jako sedící

byly označeny pestřenky, které seděly na vegetaci či jiném povrchu po dobu delší než pět sekund. U sedících jedinců jsme navíc změřili teplotu mikrohabitatu (T_{mh}), kde seděli, a to zastíněnou sondou cca 3 cm nad povrchem. Dále jsme zaznamenali, zda se jedinec v době odchyty nacházel na přímém slunci, nebo ve stínu.

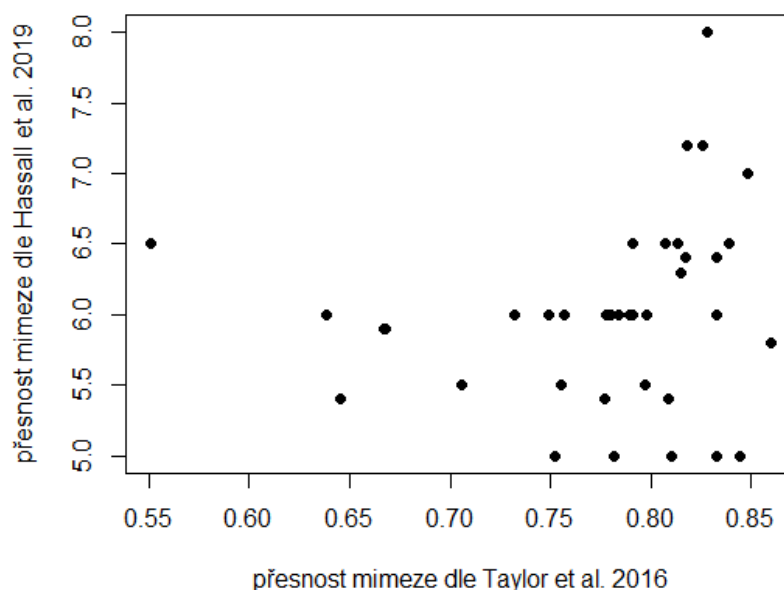
Testované jedince jsme následně uložili do mikrozkmavek typu eppendorf a převezli jsme je do laboratoře na katedře zoologie Přírodovědecké fakulty UK, kde jsme je usmrtili mrazem, zvážili a jejich dorzální stranu vyfotografovali za použití fotoaparátu Canon EOS 70 D s objektivem Canon MP-E 65 mm f/2.8 1-5x Macro Photo. U každého jedince jsme zaznamenali pohlaví a určili ho pomocí klíčů (Speight, 2015; Speight & Sarthou, 2015; van Veen, 2014).

Následně jsme spočítali rozdíl teploty těla a teploty okolí („temperature excess“), což je veličina, která je hojně využívána jako měřítko schopnosti endotermie (např. Digby, 1955; Kleckova, Konvicka, & Klecka, 2014).

3.1.3. Určení napodobovaného modelu a přesnosti mimeze

U každého druhu jsme na základě údajů z literatury určili napodobovaný model a přesnost mimeze. Pracovali jsme s hodnocením založeným na hodnocení lidskými pozorovateli (převzato a upraveno dle Hassall et al., 2019 a Howarth et al., 2000, pro rod *Temnostoma* pak Dittrich et al., 1993 a pro rod *Brachypalpius* Golding et al., 2001) a na analýze obrazu (převzato a upraveno dle Taylor et al., 2016).

Ukázalo se však, že studie využívající rozdílnou metodiku hodnocení se svými výsledky značně liší (Pearsonův korelační koeficient 0,528, **Obrázek 2**). Z tohoto důvodu jsme se rozhodli do naší analýzy použít zvlášť data čerpaná ze studií, ve kterých byly model a přesnost vyhodnocovány lidskými pozorovateli (Hassall et al., 2019; Howarth et al., 2000, Dittrich et al., 1993, Golding et al., 2001), a zvlášť data ze studie založené na analýze obrazu (Taylor et al., 2016).



Obrázek 2 Shoda v hodnocení přesnosti mimeze mezi studii využívajícími rozdílnou metodiku. Každý bod značí jeden druh pestřenky. Přesnost mimeze dle Taylor et al. 2016 byla hodnocena analýzou obrazu na škále 0–1, přesnost mimeze dle Hassall et al. 2019 byla hodnocena laickými dobrovolníky na škále 1–10.

Na základě literatury (Hassall et al., 2019; Howarth et al., 2000, Dittrich et al., 1993, Golding et al., 2001), jsme stanovili čtyři kategorie (komplexy) mimetiků: A = mimetik včely medonosné (modelem *Apis mellifera*), V = mimetik vos, sršní, vosíků a nomád (modelem *Vespa crabro*, *Vespula* spp., *Dolichovespula* spp., *Polistes* spp., *Epeolus* spp.), B = mimetik čmeláků (modelem *Bombus* spp.), S = mimetik drobných tmavých včel (modelem *Andrena* spp., *Lasioglossum* spp.). Rozdělení do kategorií jsme stanovili na základě toho, které modely měly tendenci spolu „klastrovat“ ve studii Hassall et al. 2019. Ve studii založené na analýze obrazu (Taylor et al., 2016) se vyskytovaly pouze dvě kategorie, „A“ a „V“.

Přesnost mimeze jsme stanovili jako spojitou proměnnou, a to podle škály použité autory originální studie. Více informací viz **Tabulka 1**.

U části druhů pestřenek, které jsme měřili v naší studii, nebyla v literatuře dostupná data o přesnosti nebo napodobovaném modelu. V určitých případech jsme proto přistoupili k extrapolaci z blízkce příbuzného, morfologicky velmi podobného druhu (např. extrapolace ze *Syrphus ribesii* na *Syrphus vitripennis*). Druhy, u kterých nebyla extrapolace možná, jsme z naší studie vyřadili. Z celkového počtu 56 nasbíraných druhů jsme takto museli vyřadit 22 druhů pro studii Taylor et al. (2016) a 6 druhů pro

Hassall et al. (2019) + Howarth et al. (2000) + Dittrich et al. (1993) + Golding et al. (2001).

Studie, ze kterých byly čerpány údaje o přesnosti mimeze a napodobovaném modelu				
Studie	Metodika hodnocení	Napodobovaný model	Kategorie modelů	Přesnost mimeze
Hassall et al., 2019	dobrovolníci (laici) hodnotící fotografie	číselné skóre pro každou dvojici model-mimetik	A, B, V, S	spojitá na škále 1 až 10
Howarth et al., 2000	odborníci hodnotící muzejní vzorky	jeden nebo více modelů pro každý druh	A, B, V, S	neuvádí
Taylor et al., 2016	analýza obrazu	jeden model pro každý druh	A, V	spojitá na škále 0 až 1
Golding et al., 2001	úsudek odborníka	převzato hodnocení pouze pro rod <i>Brachypalpus</i>		„velmi přesný mimetik“
Dittrich et al., 1993	úsudek odborníka	převzato hodnocení pouze pro rod <i>Temnostoma</i>		„velmi přesný mimetik“

Tabulka 1 Studie, ze kterých byly použity informace o přesnosti a napodobovaném modelu. Kategorie modelů: A – mimetici včely medonosné, B – mimetici čmeláků, V – mimetici vos, sršní, vosíků a nomád, S – mimetici drobných tmavých včel.

3.1.4. Statistická analýza

Data jsme analyzovali pomocí programu R 3.6.0 v rozhraní RStudio.

Pro analýzu dat jsme použili lineární modely se smíšenými efekty, do kterých vstupovala jako faktor s náhodným efektem druhová příslušnost. K tomuto způsobu zpracování jsme přistoupili proto, že fylogeneze pestřenkovitých dosud není vyřešena (Mengual et al., 2015; Young et al., 2016) a je nestabilní i na úrovni tribů (Young et al., 2016), což neumožnilo použít fylogenetické komparativní metody (jako jsou např. Phylogenetic Generalized Least Squares).

Některé druhy se v našem výběru nacházely jen v několika málo jedincích. Abychom otestovali, zda druhy s malým počtem jedinců nezkreslují naše výsledky, rozhodli jsme se modely otestovat také na výběru, ze kterého jsme odstranili všechny druhy s počtem záznamů nižším než 5. Jejich výsledky, tedy průkaznost vlivu jednotlivých prediktorů a trendy v množství variability, kterou jednotlivé prediktory

vysvětlovaly, se nelišily od výsledků modelů, ve kterých byl zahrnut původní (kompletní) výběr. Současně jsme za použití analýzy variance ověřili, že po odfiltrování ostatních prediktorů (teplota mikrohabitatu, hmotnost, pohlaví, osvit, činnost a napodobovaný model) nemá druhová příslušnost průkazný vliv, neboť variabilita, kterou vysvětluje, se do velké míry překrývá s variabilitou, kterou vysvětluje napodobovaný model. Na základě těchto výsledků jsme se rozhodli náš výběr ponechat úplný, tedy včetně druhů s malým počtem záznamů.

Z technických důvodů se nám nepodařilo analyzovat interakce mezi prediktory v rámci stejných modelů, ve kterých jsme testovali vliv samotných prediktorů. Proto jsme za pomoci likelihood-ratio testu testovali průkaznost vlivu prediktorů a průkaznost vlivu interakcí mezi nimi samostatně.

Normalitu reziduálů jsme kontrolovali pomocí diagnostických grafů. Optimální modely jsme vybrali za pomoci AIC.

3.2. Laboratorní experimenty

3.2.1. Výběr modelového druhu

Modelovým druhem laboratorní části této diplomové práce byla pestřenka trubcová (*Eristalis tenax*) (**Obrázek 3**), kosmopolitní druh mimetizující včelu medonosnou (Hassall et al., 2019; Howarth et al., 2000; Mostler, 1935; Taylor et al., 2016). Patří mezi druhy, které jsou snadno chovatelné v laboratorních podmínkách (Heal, 1989; Nicholas et al., 2018) a na Flinders University v Adelaide, kde jsme laboratorní pokusy prováděli, je její chov dlouhodobě zaveden.



Obrázek 3 *Eristalis tenax*. Foto: L. Janošík

3.2.2. Laboratorní chov vajíček a larev

Laboratorní experimenty probíhaly od září 2018 do února 2019 na Faculty of Public Health na Flinders University v Adelaide v Jižní Austrálii ve spolupráci s týmem Karin Nordström.

Před počátkem experimentů (v dubnu a květnu 2018) byly v botanické zahradě (Wittanga Botanic Garden, Blackwood, Adelaide) entomologickými sítěkami odchyceny dospělé samice *Eristalis tenax*. Pro naše experimenty jsme použili potomky těchto samic (F1 generace) ze 4 různých snůšek, které jsme vychovali z vajíček v laboratorních podmínkách.

Čerstvě nakladená vajíčka jsme přenesli do Petriho misky s vodou z kohoutku. Po 2–3 dnech došlo k vylíhnutí larev 1. instaru, které jsme přemístili do plastové nádoby se směsí čerstvého králíčího trusu a vody z kohoutku (2: 1). Tuto nádobu jsme umístili do krabice s prodyšným víkem a osvětlením v režimu 16: 8 (světlo : tma).

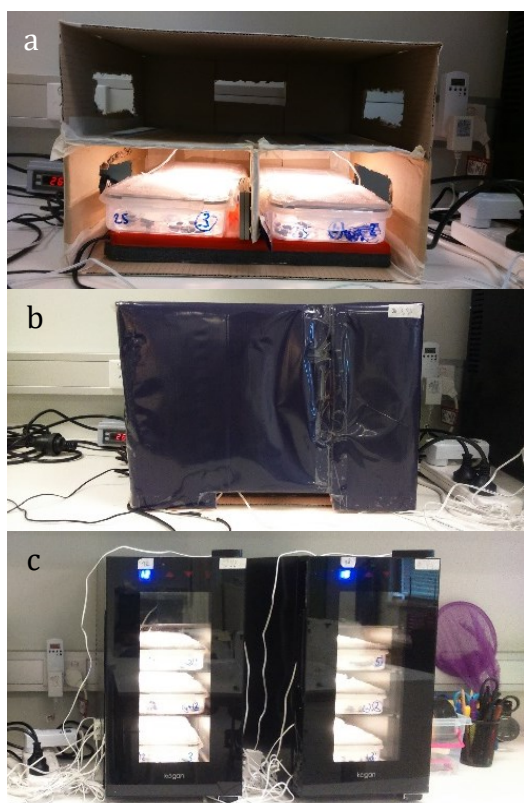
3.2.3. Stádium kukly v různých teplotách

Larvy 3. instaru, které se vydávaly zakuklit mimo chovnou nádobu, jsme dvakrát denně sbírali (vyjma některých víkendů, kdy jsme je sbírali jednou za 2–3 dny) a rozdělovali do 3 skupin, z nichž každá byla uložena do jednoho ze tří klimaboxů o teplotách 12 °C ($\pm 1,5$ °C), 18 °C ($\pm 1,1$ °C) a 25 °C ($\pm 1,9$ °C) (**Obrázek 4**).

Jako klimaboxy o teplotách 12 °C a 18 °C jsme použili dvě chladničky Kogan 8 Bottle Thermoelectric Wine Cooler. Jako klimabox o teplotě 25 °C jsme použili zatemněnou plastovou nádobu položenou na vyhřívací podložce Flexible Propagation Heat Mat v kombinaci s THD Digital Controller (obojí Aldoheat Horticultural Products, Pakenham, Victoria, Australia). Larvy jsme rozdělovali rovnoměrně, pouze do 12 °C jsme umístili o 20 % larev více, neboť jsme na základě předchozích prací v této teplotě předpokládali vyšší mortalitu (Heal, 1989). Do klimaboxů jsme larvy vkládali v krabičkách s prodyšným síťovaným víkem, rozdělené podle snůšek, a v rámci krabičky jsme je dále rozdělili do polovin Petriho misek podle data dne, ve který byly do klimaboxu vloženy (**Obrázek 5**). Poloviny Petriho misek jsme zajistili síťovinou proti úniku larev, kterou jsme po zakuklení odstranili.

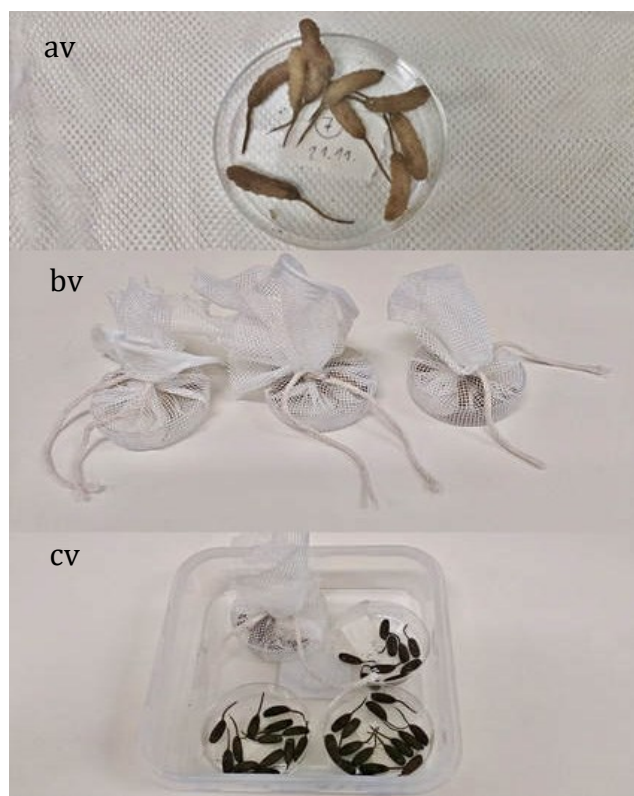
Do klimaboxů jsme umístili osvětlení Arlec Cabinet Light Puck Kit, 350 lumenů v režimu 16 : 8 (světlo : tma), abychom zabránili vstupu pestřenek do diapauzy (Hondelmann & Poehling, 2007). Do každého patra/oddílu klimaboxů jsme umístili dvě světla, každé z nich nad střed krabičky s larvami. V klimaboxech pro vývoj v 12 °C a 18 °C jsme také původní drátěná patra nahradili plexisklem, které jsme zatemnili tmavou plastovou fólií, aby světlo nepronikalo z horních pater do nižších.

Pozici krabiček s larvami v klimaboxech jsme na konci každého dne (případně jednou za 2–3 dny v případě některých víkendů) alternovali podle rozvrhu, abychom homogenizovali případný vliv mikroklimatu v jednotlivých částech klimaboxu. Do vrchního patra každého z klimaboxů jsme uložili misku s pravidelně obměňovaným desikantem, který pomáhal regulovat vlhkost. Vlhkost i teplotu v klimaboxech a laboratoři jsme po celou dobu trvání experimentů monitorovali.



Obrázek 4 Klimaboxy.

a – Vnitřek klimaboxu pro vývoj v 25 °C
b – Klimabox pro vývoj v 25 °C (v provozu)
c – Klimaboxy pro vývoj v 12° a 18 °C
Foto: autorka.



Obrázek 5 Larvy *Eristalis tenax*

a – Larvy 3. instaru v Petriho misce
b – Petriho misky s larvami zajištěné síťovinou
c – Krabička s Petriho miskami, kterou jsme vkládali do klimaboxu. Síťovina byla z Petriho misek po zakuklení odstraněna.
Foto: autorka.

3.2.4. Vliv vývojové teploty na úspěšnost ekloze

Klimaboxy jsme dvakrát denně (jednou za 2–3 dny v případě některých víkendů) kontrolovali a pro každou vývojovou teplotu jsme zaznamenávali počet nově vylíhnutých dospělců a jejich identitu snůšky. Pokud se v dané vývojové teplotě nevylíhla žádná nová pestřenka po dobu více než 7 dní, považovali jsme líhnutí za ukončené (tento interval jsme stanovili na základě pilotních experimentů). Pro danou snůšku a vývojovou teplotu jsme následně spočítali úspěšnost ekloze, vyjádřenou jako procentuální podíl úspěšně vylíhnutých dospělců z celkového množství kulek.

Nově vylíhlé dospělce jsme ihned přemísťovali do insektáří BugDorm, kde jsme je chovali v pokojové teplotě 21,5 °C (± 1 °C) a poskytli jim vodu, cukr a sušený pyl *ad libitum*. Do insektáří jsme jedince rozdělili podle vývojové teploty a identity snůšky, část z nich jsme pak odebrali do tzv. vážících klecí, viz kapitola 2.2.7. Pozici insektáří jsme na konci každého dne (jednou za 2–3 dny v případě některých víkendů) alternovali podle rozvrhu.

3.2.5. Vliv vývojové teploty na aktivitu pestřenek v různých teplotách

Metodika testování aktivity pestřenek z velké části vycházela ze dříve publikované studie (Thyselius & Nordström, 2016).

Na měření aktivity jsme používali zařízení Locomotor Activity Monitor 25 (TriKinetics Inc, Waltham, MA, USA), do kterého jsme horizontálně umístili skleněné testovací trubičky Pyrex glass tubes (PGT25 \times 125, TriKinetics Inc, Waltham, MA, USA) (**Obrázek 6**), data jsme zaznamenávali pomocí programu DAMsystem308. Zařízení LAM25 nám umožnilo monitorovat aktivitu



Obrázek 6. LAM25, testování v pokojové teplotě. Foto: autorka.

pestřenek při chůzi, a to pomocí zaznamenávání počtu průchodů středem skleněné trubičky (měřeno jako přerušení infračerveného paprsku detekované fotobuňkou) za jednotku času.

Testované jedince jsme zvolili tak, aby byly při každém spuštění testovány vyrovnané počty z jednotlivých vývojových teplot, vyrovnaný poměr pohlaví, a pokud to bylo možné, tak i vyrovnaný počet jedinců z jednotlivých snůšek. Vyrovnanost zastoupení pohlaví a vývojových teplot v jednotlivých spuštěních jsme striktně dodržovali, a narušena byla jen výjimečně, a to tehdy, když některá z pestřenek v průběhu testování uhynula, a musela proto být vyřazena z následné statistické analýzy. Vyrovnanost snůšek se v několika případech v pozdější fázi testování nepodařilo dodržet, a to proto, že nebyl k dispozici dostatek jedinců z dané snůšky, kteří ještě nebyli v dané teplotě testováni. Každého jedince jsme testovali celkově nejvýše třikrát, a to nejvýše jednou v každé z testovacích teplot.

Při každém spuštění LAM25 jsme testovali 24 jedinců (8 x 3). LAM25 může naráz testovat až 32 jedinců, ale první (spodní) řada dle dřívějších výzkumů může podléhat falešně pozitivním záznamům (Thyselius & Nordström, 2016), a proto jsme ji při testování nechávali neobsazenou. Abychom omezili vliv matoucích proměnných, vkládali jsme jedince tak, aby byli v jednotlivých řadách a sloupcích rovnoměrně zastoupena jednotlivá pohlaví, vývojové teploty, a pokud to bylo možné, tak i snůšky.

Vybrané jedince jsme v první den testování vložili do skleněných trubiček, na oba konce trubiček jsme pak umístili kousek vaty s vodou a potravou (medem a pylem). Z důvodu vysychání jsme vatu 2x denně, nejpozději však 2 hodiny před začátkem měřicího okna, vlhčili vodou z kohoutku pomocí Pasteurovy pipety.

Takto připravený LAM25 jsme následně testovali ve 12 °C, v 18 °C, nebo v pokojové teplotě. Tyto teploty tedy odpovídaly teplotám vývojovým s tím rozdílem, že nejvyšší z nich (25 °C) jsme nahradili pokojovou teplotou. Při pilotním testování se totiž ukázalo, že původní „klimabox“, ve kterém probíhal vývoj v 25 °C, nedovede zajistit ve větší vzdálenosti od podložky dostatečně homogenní prostředí, neboť byl zahříván pouze zespoda a neměl tepelně izolované stěny. V teplotě 25 °C navíc docházelo k nadměrnému vysychání vaty s vodou a potravou, což by vedlo k nutnosti doplňovat vodu i v průběhu měřicího okna a potenciálnímu narušení průběhu testování. Z těchto důvodů jsme tedy jako alternativu zvolili pokojovou teplotu, která měla rozsah 21,5 °C (± 1 °C). Teplotu a vlhkost jsme v průběhu testování monitorovali, osvětlení bylo zajištěno dvěma LED světly (Arlec Cabinet Light Puck Kit, 350 lumenů) s režimem 16: 8 (světlo: tma).

Testování jedinci strávili v LAM25 při každém spuštění přibližně 48 hodin, počínaje dopolednem prvního dne. Pro analýzy jsme použili výsek (měřící okno) uprostřed druhého dne mezi 10. a 16. hodinou dle Thyselius & Nordström (2016).

V některých případech se stalo, že pokusný jedinec seděl uprostřed skleněné trubičky a čistil se, což vedlo k tomu, že fotobuňka zaznamenala nereálně vysoká čísla o počtu průchodů. Proto jsme nejprve našli všechny „nadměrné záznamy“, tedy záznamy s počtem nad 10 průchodů za minutu, a nahradili je číslem 1. Následně jsme všechny nenulové záznamy, které na „nadměrný záznam“ bezprostředně navazovaly, nahradili číslem 0. Předchozí studie (Thyselius & Nordström, 2016), která porovnávala výstup z programu DAM308 s videozáznamem, ukázala, že tato úprava dat nejlépe koresponduje se skutečnou aktivitou pestřenek.

3.2.6. Vliv vývojové teploty na morfologii a zbarvení

Testovali jsme, zda vývojová teplota ovlivňuje délku křídel, délku hrudi, poměr délky křídel k délce hrudi a zbarvení. Tyto metriky jsme zvolili na základě literatury, neboť u příbuzného druhu *Eristalis arbustorum*, který je považován za méně přesného mimetika včely medonosné než *Eristalis tenax* (Heal, 1982), jsou ovlivněny vývojovou teplotou (Ottenheim & Volmer, 1999).

U každé z pestřenek jsme opatrně odstříhli jedno křídlo blízko báze a vyfotografovali jsme ho přikryté sklíčkem na stereomikroskopu Olympus SZX10. Jedince jsme poté individuálně označili netoxickou akrylovou barvou na dorzální straně hrudi. Když pestřenky uhynuly, vyfotografovali jsme je a na základě individuálního značení jsme k nim přiřadili odpovídající křídlo. Některé pestřenky v době stříhání křídel již měly obě křídla mechanicky poškozená vlivem létání v insektáriu, takže jsme je do analýzy velikosti křídel nemohli zahrnout. Tyto jedince jsme nicméně rovněž individuálně označili a zahrnuli jsme je do analýzy velikosti hrudi a zbarvení zadečku.

Pestřenky, které neuhynuly do konce stáže na Flinders University (únor 2019), jsme vyfotografovali v živém stavu, neboť jejich usmrcením by byly narušeny experimenty studující délku dožití. Živá zvířata však nebylo z technických důvodů možné fotografovat na stereomikroskopu Olympus SZX10, místo toho byla tedy vyfotografována fotoaparátem Olympus E-M10 Mark II s objektivem Olympus ED 12-50 mm f/3,5-6,3 EZ, znehybněná opatrným přitisknutím ke kousku buničiny polovinou Petriho misky.

Morfometrickou analýzu jsme provedli v programu ImageJ. Délku křídel jsme měřili od příčné žilky „h“ po žilku „R4+5“ (**Obrázek 7**), délku hrudi jsme měřili od hranice scutella a metathoraxu po hranici mezi hlavou a prothoraxem, což vycházelo z dříve publikované metodiky na *Eristalis arbustorum* (Ottenheim & Volmer, 1999). Zbarvení jsme determinovali na kvantitativní diskrétní škále (1 až 6), vycházeli jsme při tom z dříve publikované škály zbarvení u *Eristalis tenax* (Heal, 1989).



Obrázek 7 Křídlo *Eristalis tenax*.
Foto: autorka

3.2.7. Vliv vývojové teploty na hmotnost a její změny v čase

Vliv vývojové teploty na hmotnost a její změny jsme sledovali na vzorku pestřenek ze snůšek č. 1, 2 a 3. Pro každou z vývojových teplot jsme zvolili třídní interval, kdy se vylíhl ve všech jmenovaných snůškách dostatek samců a samic. Následně jsme u každé ze jmenovaných snůšek a z každé vývojové teploty vybrali vyvážený vzorek samců a samic, a ten jsme umístili do tří insektárií BugDorm podle vývojové teploty. Takto vybrané jedince jsme pravidelně vážili na analytických váhách SAUTER AR 1014 s přesností 0,0001 g, a to v živém stavu v plastové Petriho misce. Zaznamenali jsme si věk v době vážení a pro každého jedince také pohlaví. Vážení proběhlo celkem sedmkrát, a to do věku 58–65 dní.

3.2.8. Vliv vývojové teploty na přežívání

Přežívání jsme studovali u pestřenek ze snůšek č. 1, 3 a 4. Každé 1–2 dny jsme zkontrolovali všechna insektária a zapsali jsme uhynulé jedince z těchto snůšek a datum dne, ve který jsme je našli. Věk dožití jsme pak spočetli jako rozdíl mezi dnem nalezení uhynulého jedince a aritmetickým průměrem ze dní líhnutí pro danou snůšku a teplotu.

3.2.9. Statistická analýza

Data jsme analyzovali pomocí programu R 3.6.0 v rozhraní RStudio.

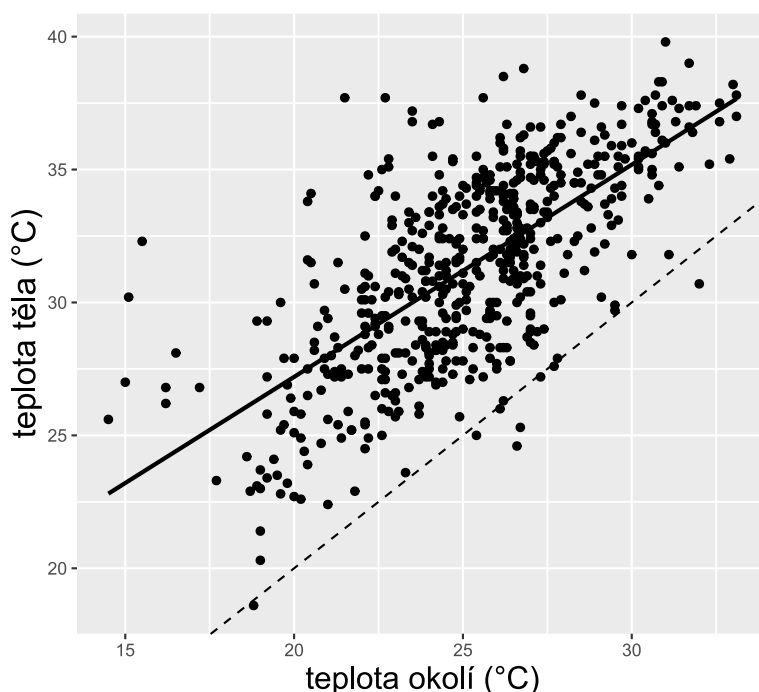
Na statistické zpracování dat, která měla normální rozdělení reziduálů, jsme používali analýzu variance (jednalo se především o morfometrická data a data o přibývání na váze v čase). Normalitu reziduálů jsme kontrolovali pomocí diagnostických grafů, výsledný model jsme vybrali na základě AIC. Úspěšnost ekloze jsme testovali pomocí Pearsonova chí-kvadrát testu. Data o aktivitě pestřenek jsme analyzovali pomocí zobecněných lineárních modelů (glm) quasipoissonovské rodiny, optimální model jsme vybrali za pomoci likelihood-ratio testu. Rozdíly v přežívání jsme analyzovali pomocí log-rank testu.

4. Výsledky

4.1. Terénní experimenty

4.1.1. Vztah mezi teplotou těla a teplotou okolí

Teplota těla pestřenek závisela na teplotě okolí (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 373.14$, $p < 2.2e-16$). U 97,35 % jedinců a 100 % testovaných druhů převyšovala teplota těla teplotu okolí alespoň o 1 °C (**Obrázek 8**). Průměrný rozdíl mezi teplotou pestřenky a teplotou okolí byl 6,16 °C, maximální rozdíl dosahoval dokonce 16,8 °C.



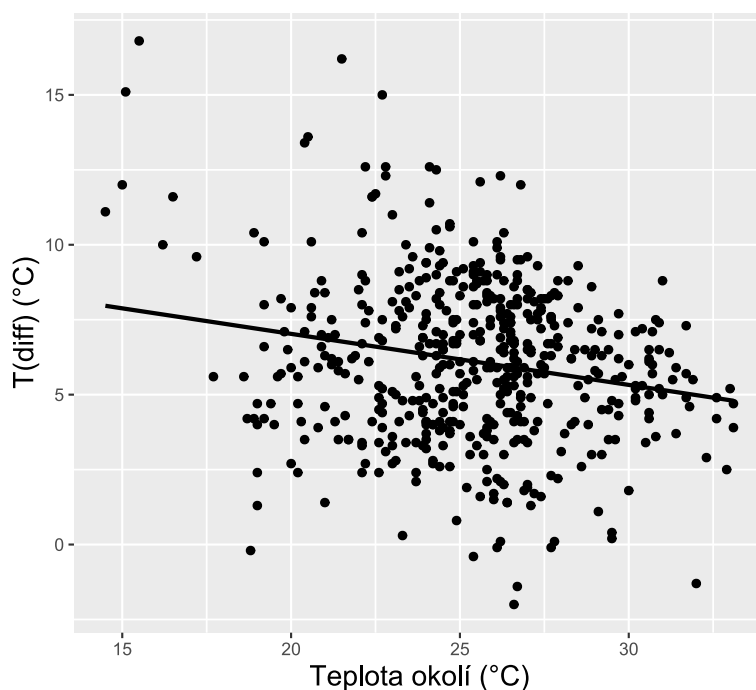
Obrázek 8 Vztah mezi teplotou pestřenky a teplotou okolí. Čárkovaná linie zobrazuje funkci $y = x$, tedy situaci, kdy by teplota těla byla rovna teplotě okolí.

4.1.12. Faktory ovlivňující T_{diff}

Jak uvádíme výše (3.1.3), analýzy faktorů ovlivňujících rozdíl mezi teplotou těla a teplotou okolí (T_{diff}) jsme prováděli v kombinaci s daty o přesnosti mimeze a napodobovaném modelu založenými na: 1) hodnocení lidskými pozorovateli (Howarth et al., 2000; Hassall et al., 2019, Dittrich et al., 1993, Golding et al., 2001), 2) analýze obrazu (Taylor et al., 2016), a to samostatně pro každou z těchto dvou metod hodnocení.

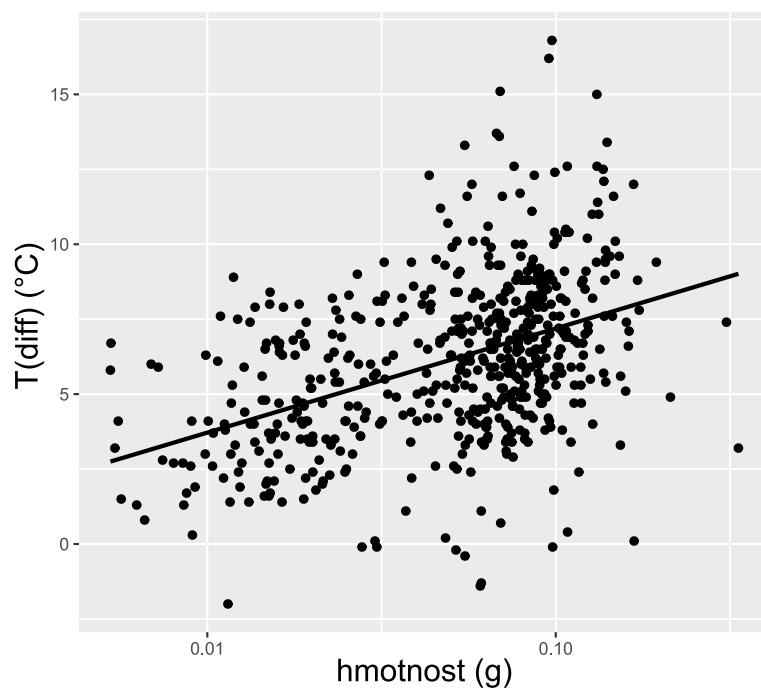
Hodnocení lidskými pozorovateli

S rostoucí teplotou mikrohabitatu se rozdíl mezi teplotou těla a teplotou okolí (T_{diff}), snižoval (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 49.358$, $p = 2.132\text{e-}12$) (**Obrázek 9, Tabulka 2**).



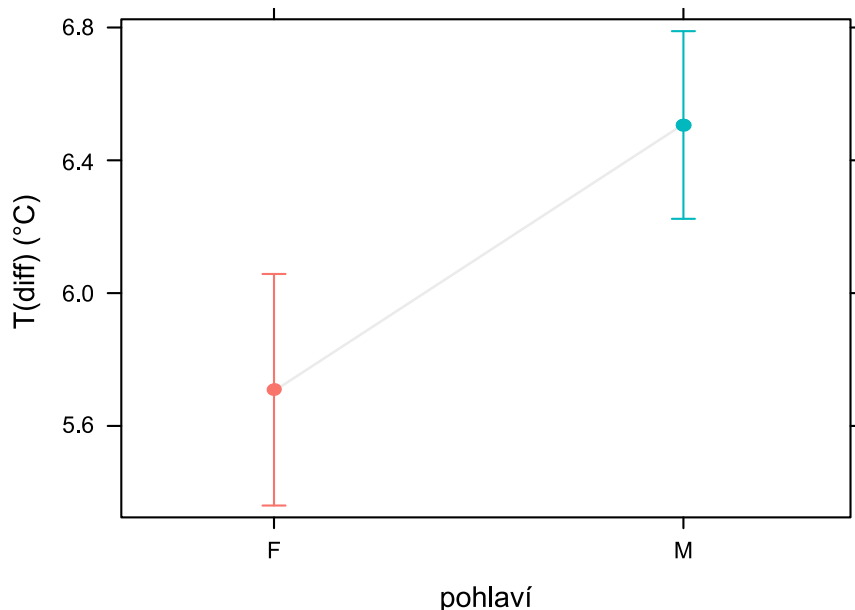
Obrázek 9 Vztah mezi teplotou okolí a rozdílem v teplotě pestřenky a teplotě okolí, T_{diff} .

Průkazný vliv měla také hmotnost (do modelů vstupoval její dekadický logaritmus), pestřenky s vyšší hmotností měly vyšší T_{diff} než pestřenky s nižší hmotností (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 39.901$, $p = 2.672\text{e-}10$) (**Obrázek 10, Tabulka 2**).



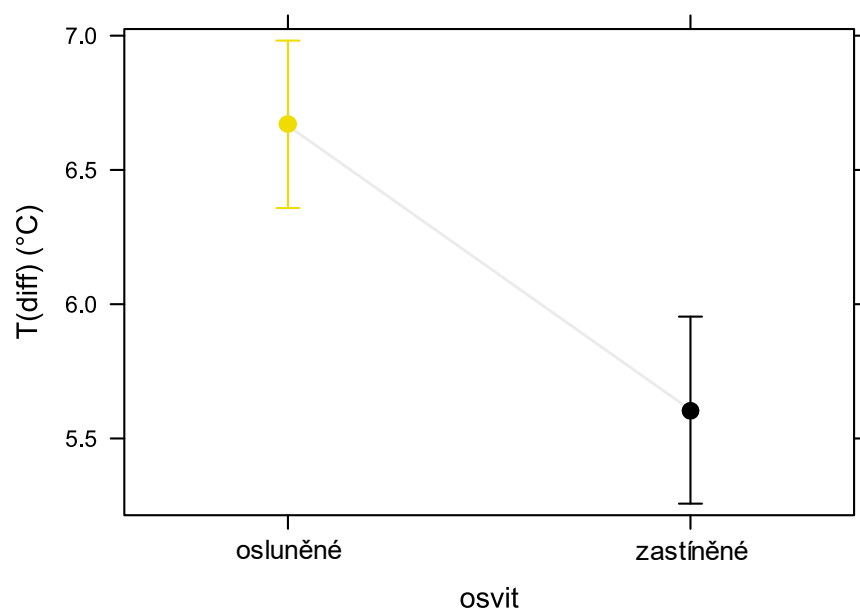
Obrázek 10 Vztah mezi hmotností pestřenky a T_{diff} . Osa x je v logaritmickém měřítku.

Samci měli vyšší T_{diff} než samice (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 14.278$, $p = 0.0001577$) (**Obrázek 11, Tabulka 2**).



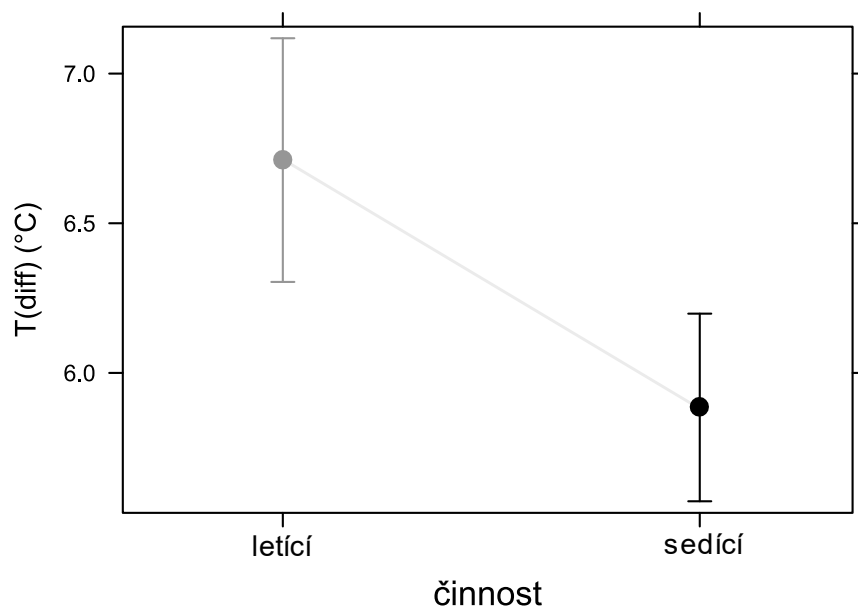
Obrázek 11 Vztah mezi pohlavím a T_{diff} . Chybové úsečky znázorňují 95 % interval spolehlivosti.

Pestřenky, které byly v době odchyty osluněné, měly vyšší T_{diff} než pestřenky, které byly v době odchyty ve stínu (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 20.358$, $p = 6.421\text{e-}06$) (**Obrázek 12, Tabulka 2**).



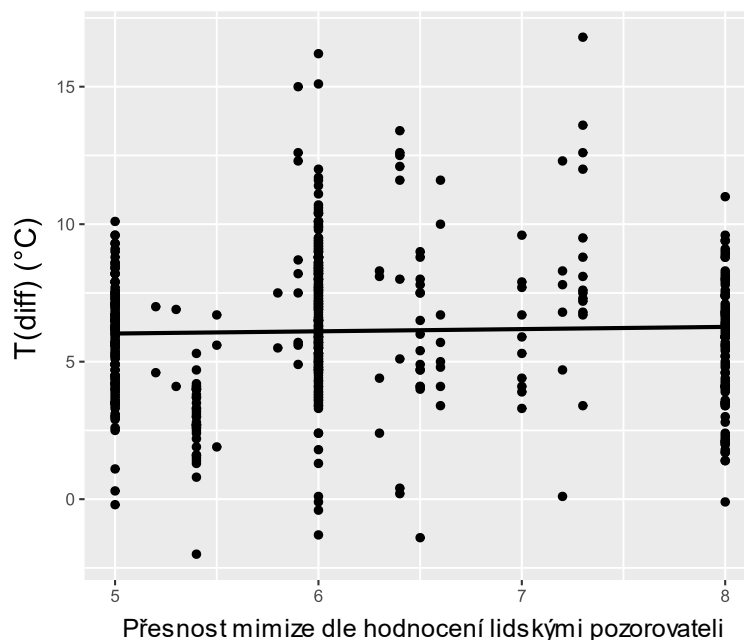
Obrázek 12 Vztah mezi osvitem a T_{diff} . Chybové úsečky znázorňují 95 % interval spolehlivosti.

Pestřenky, které v době odchytu letěly, přeletovaly nebo se vznášely, měly vyšší T_{diff} než pestřenky, které seděly (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 9.042$, $p = 0.0026388$) (**Obrázek , Tabulka 2**).



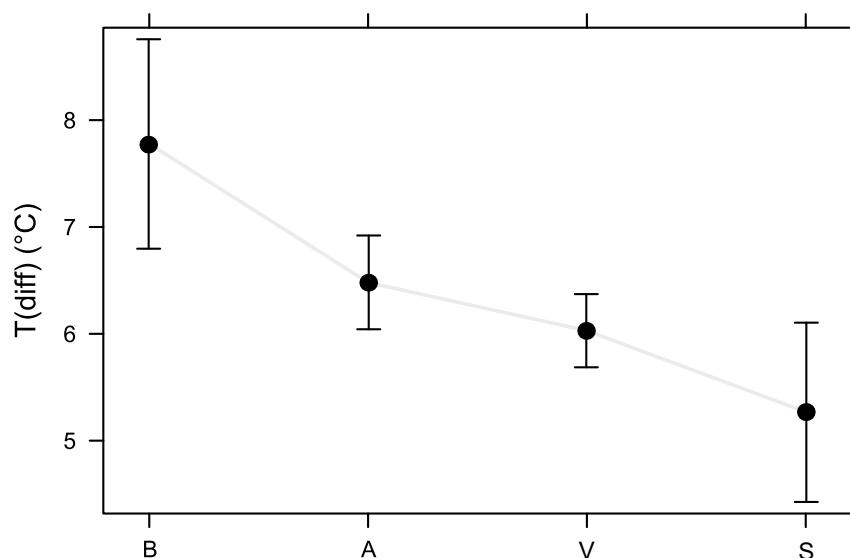
Obrázek 13 Vztah mezi činností a T_{diff} . Chybové úsečky znázorňují 95 % interval spolehlivosti.

Přesnost mimeze dle hodnocení lidskými pozorovateli neměla na T_{diff} průkazný vliv (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 0.459$, $p > 0.05$) (**Obrázek 14**, *Tabulka 2*).



Obrázek 14 Vztah mezi přesností mimeze dle hodnocené lidskými pozorovateli a T_{diff} .

Pestřenky, které napodobovaly různé modely dle hodnocení lidskými pozorovateli, vykazovaly odlišný T_{diff} (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 10.164$, $p = 0.0172199$). Nejvyšší T_{diff} měli čmeláčí mimetici (kategorie „B“), následování mimetiky včely medonosné (kategorie „A“). Ještě o něco nižší relativní teplotu těla měli mimetici vos, vosíků, sršní a nomád (kategorie „V“), nejnižší relativní teplotu těla pak měli mimetici drobných tmavých včel (kategorie „S“) (**Obrázek 15**, *Tabulka 2*).



napodobovaný model dle hodnocení lidskými pozorovateli

Obrázek 15 Vztah mezi napodobovaným modelem určeným dle hodnocení lidskými pozorovateli a T_{diff} . Kategorie mimetiků: B – mimetici čmeláků, A – mimetici včely medonosné, V – mimetici vos, vosíků, sršní a nomád, S – mimetici drobných tmavých včel. Chybové úsečky znázorňují 95% interval spolehlivosti.

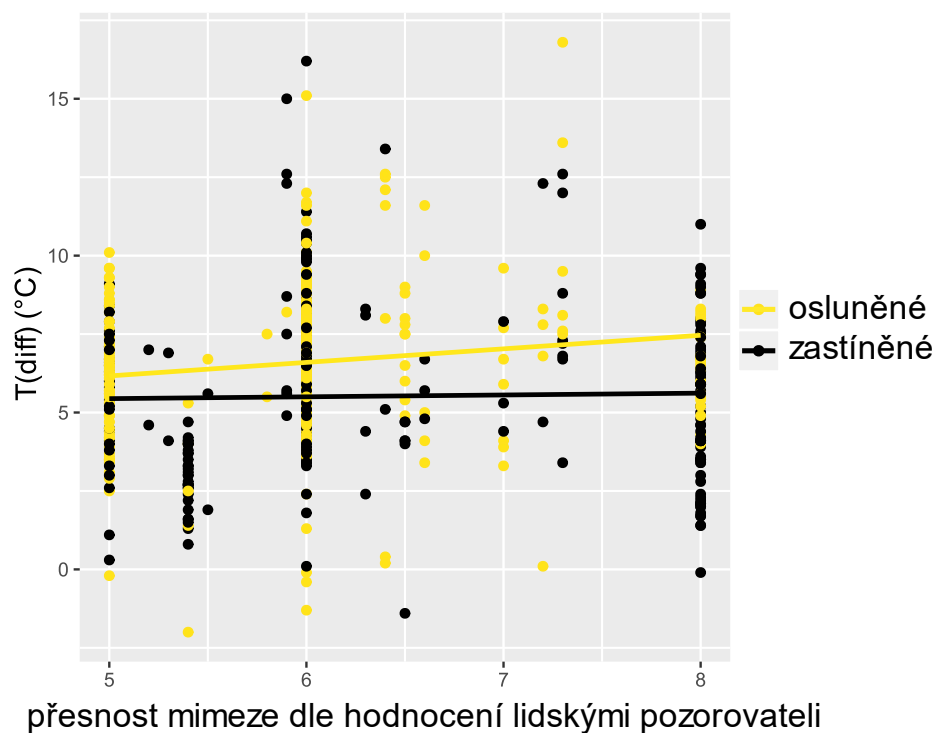
Tabulka 2 Výsledky lineárního smíšeného modelu testujícího závislost mezi rozdílem teploty pestřenky a teploty okolí, T_{diff} a jednotlivými proměnnými. Response – závislá proměnná, Df – stupně volnosti, Sum Sq – suma čtverců, Mean Sq – průměrný čtverec, F value – F hodnota, přesnost.Hass.How. – přesnost mimeze hodnocená lidskými pozorovateli, model.Hass.How. – napodobovaný model určený lidskými pozorovateli.

Analysis of Variance Table

Response: T_{diff}

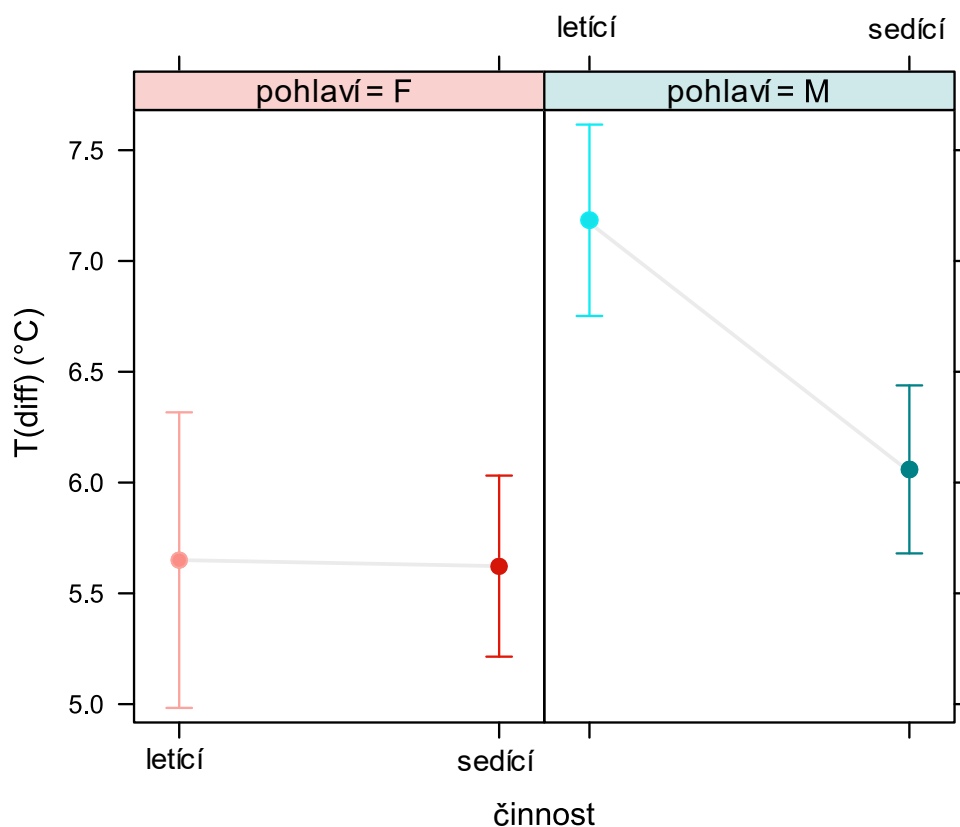
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value
teplota.okolí	1	168.47	168.47	34.7065
log(m)	1	595.57	595.57	122.6937
pohlaví	1	103.17	103.17	21.2537
osvit	1	60.20	60.20	12.4023
činnost	1	48.98	48.98	10.0908
přesnost.Hass.How.	1	11.05	11.05	2.2758
model.Hass.How.	3	69.59	23.20	4.7785

Přesní a nepřesní mimetici nevykazovali průkaznou odlišnost v tom, jaký vliv měl osvit na jejich T_{diff} (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 2.671$, $p > 0.05$). Trend naznačuje, že oslunění mělo možná mírně větší vliv na T_{diff} u přesnějších mimetiků, nicméně tento vztah nevychází průkazně (**Obrázek 16, Tabulka 3**).



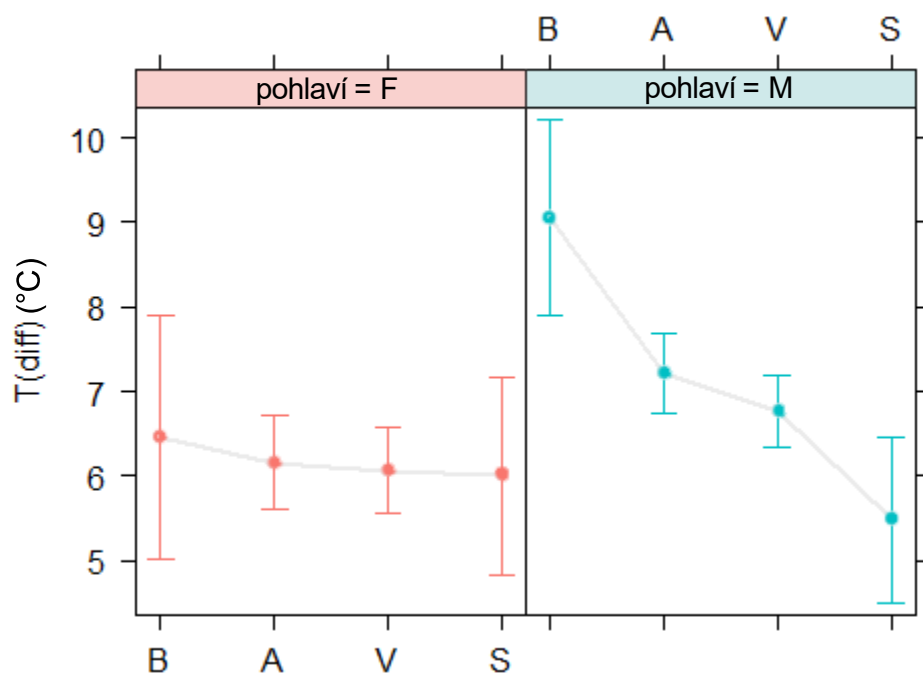
Obrázek 16 Vztah mezi přesností mimeze dle hodnocení lidskými pozorovateli a T_{diff} za různého osvitů.

Samci a samice se lišili ve vlivu, jaký měla činnost vykonávaná před odchytem na T_{diff} (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 5.353$, $p = 0.020691$). Zatímco T_{diff} samic patrně nezávisel na tom, zda před odchytem letěly nebo seděly, u samců byl patrný výrazný rozdíl, a letící samci měli vyšší T_{diff} než sedící samci (**Obrázek 17, Tabulka 3**).



Obrázek 17 Vztah mezi napodobovaným modelem a rozdílem teploty těla a teploty okolí, T_{diff} . Chybové úsečky znázorňují 95 % interval spolehlivosti.

Samci a samice se dále lišili v tom, jak výrazně souvisel napodobovaný model s výsledným T_{diff} (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 12.528$, $p = 0.005778$). Zatímco samice druhů, které mimetizovaly různé modely, se mezi sebou v T_{diff} příliš nelišily, u samců se objevovaly výrazné rozdíly (**Obrázek 18**, **Tabulka 3**). Pořadí od nejvyššího T_{diff} po nejnižší bylo následovné: čmeláčí mimetici („B“), mimetici včely medonosné („A“), mimetici vos, vosíků, sršní a nomád („V“), mimetici drobných tmavých včel („S“).



napodobovaný model dle hodnocení lidskými pozorovateli

Obrázek 18 Vztah mezi napodobovaným modelem dle hodnocení lidskými pozorovateli a T_{diff} pro jednotlivá pohlaví. Kategorie mimetiků: B – mimetici čmeláků, A – mimetici včely medonosné, V – mimetici vos, vosíků, sršní a nomád, S – mimetici drobných tmavých včel. Chybové úsečky znázorňují 95% interval spolehlivosti.

Tabulka 3 Výsledky lineárního smíšeného modelu testujícího závislost mezi rozdílem teploty pestřenky a teploty okolí (T_{diff}) a jednotlivými proměnnými, resp. interakcemi mezi vybranými proměnnými. Legenda viz Tabulka 2.

Analysis of Variance Table

Response: T_{diff}

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value
teplota.okolí	1	162.55	162.55	34.5392
log(m)	1	684.87	684.87	145.5211
pohlaví	1	106.34	106.34	22.5947
osvit	1	57.19	57.19	12.1525
činnost	1	53.82	53.82	11.4367
přesnost.Has.How.	1	15.65	15.65	3.3253
model.Has.How.	3	77.88	25.96	5.5157
pohlaví:model.Has.How.	3	43.44	14.48	3.0767
osvit:přesnost.Has.How.	1	18.90	18.90	4.0166
pohlaví:činnost	1	25.47	25.47	5.4125

Hodnocení analýzou obrazu

Výsledky modelu, do kterého vstupovala mimeze hodnocená analýzou obrazu, se ve směru trendů a průkaznosti vlivu jednotlivých faktorů příliš nelišily od modelu založeného na hodnocení lidskými dobrovolníky (**Obrázek 19a-f, Tabulka 4 a 6**).

Vliv přesnosti mimeze je v tomto případě jenom těsně nesignifikantní (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 3.568$, $p = 0.0589134$), s pozitivním trendem mezi mírou přesnosti mimeze a velikostí T_{diff} (**Obrázek 19f**).

Mimetici včely medonosné (kategorie „A“) vykazovali vyšší T_{diff} než mimetici vos, vosíků, sršní a nomád („V“) (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 7.060$, $p = 0.0078840$) (**Obrázek 19g**). Jiné kategorie mimetiků v použité studii zahrnuté nebyly (Taylor *et al.*, 2016).

Tabulka 4 Výsledky lineárního smíšeného modelu testujícího závislost mezi rozdílem teploty pestřenky a teploty okolí, T_{diff} a jednotlivými proměnnými. Response – závislá proměnná, Df – stupně volnosti, Sum Sq – suma čtverců, Mean Sq – průměrný čtverec, F value – F hodnota, přesnost.Taylor – přesnost mimeze hodnocená analýzou obrazu, model.Taylor – napodobovaný model určený analýzou obrazu.

Analysis of Variance Table

Response: T_{diff}

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value
teplota.okolí	1	123.524	123.524	25.9839
log(m)	1	254.987	254.987	53.6381
pohlaví	1	75.206	75.206	15.8200
osvit	1	39.416	39.416	8.2915
činnost	1	54.039	54.039	11.3674
přesnost.Taylor	1	6.321	6.321	1.3297
model.Taylor	1	34.176	34.176	7.1892

Vztahy mezi faktory ovlivňujícími T_{diff} (přesností a osvitem, pohlavím a činností, pohlavím a napodobovaným modelem) vykazovaly stejné trendy jako v případě hodnocení lidskými pozorovateli, ale jejich vliv na T_{diff} nebyl průkazný (LMM a likelihood-ratio test, $\chi^2 = 3.835$, 3.317, resp. 3.225, $p > 0.05$) (**Obrázek 19h-j**, **Tabulka 5 a 6**).

Tabulka 5 Výsledky lineárního smíšeného modelu testujícího závislost mezi rozdílem teploty pestřenky a teploty okolí, T_{diff} a jednotlivými proměnnými resp. interakcemi mezi vybranými proměnnými. Legenda viz Tabulka 4.

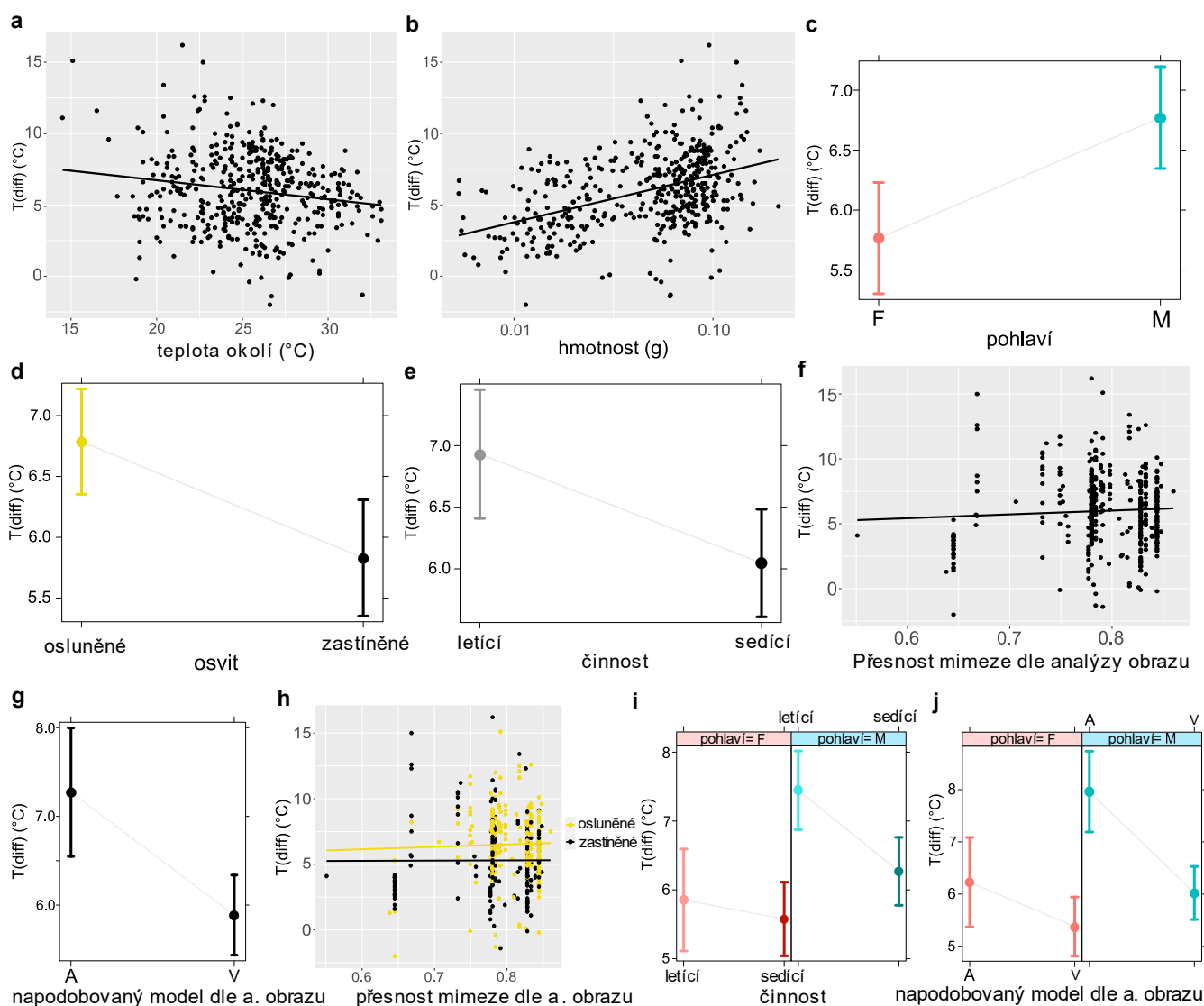
Analysis of Variance Table

Response: T_{diff}

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value
teplota.okolí	1	123.625	123.625	26.5195
log(m)	1	252.321	252.321	54.1267
pohlaví	1	75.097	75.097	16.1094
osvit	1	39.430	39.430	8.4583
činnost	1	53.940	53.940	11.5709
přesnost.Taylor	1	6.335	6.335	1.3588
model.Taylor	1	34.069	34.069	7.3084
pohlaví:model.Taylor	1	9.146	9.146	1.9619
osvit:přesnost.Taylor	1	16.021	16.021	3.4367
pohlaví:činnost	1	15.128	15.128	3.2453

Tabulka 6 Výsledky likelihood-ratio testů testujících závislost mezi rozdílem teploty pestřenky a teploty okolí, T_{diff} a jednotlivými proměnnými resp. interakcemi mezi vybranými proměnnými. Df – stupně volnosti, Chi Sq – χ^2 hodnota, Pr(Chi) – p hodnota, přesnost, Taylor – přesnost mizeze hodnocená analýzou obrazu, model.Taylor – napodobovaný model určený analýzou obrazu.

	Df	Chi sq	Pr(Chi)
teplota.okolí	1	33.953	5.647e-09
log(m)	1	29.701	5.041e-08
pohlaví	1	14.125	0.0001711
osvit	1	11.337	0.0007598
činnost	1	10.981	0.0009206
model.Taylor	1	7.060	0.0078840
přesnost.Taylor	1	3.568	0.0589134
pohlaví:model.Taylor	1	3.835	0.05020
osvit:přesnost.Taylor	1	3.317	0.06858
pohlaví:činnost	1	3.225	0.07252



Obrázek 19 Grafické znázornění výsledky modelů, do kterého vstupovala mizeze hodnocená analýzou obrazu. Vliv jednotlivých faktorů a jejich vybraných interakcí na rozdíl v teplotě pestřenky a teplotě okolí (T_{diff}). a – vliv teploty okolí, b – vliv hmotnosti (osa x je v logaritmicke měřítku), c – vliv pohlaví, d – vliv osvit, e – vliv činnosti, f – vliv

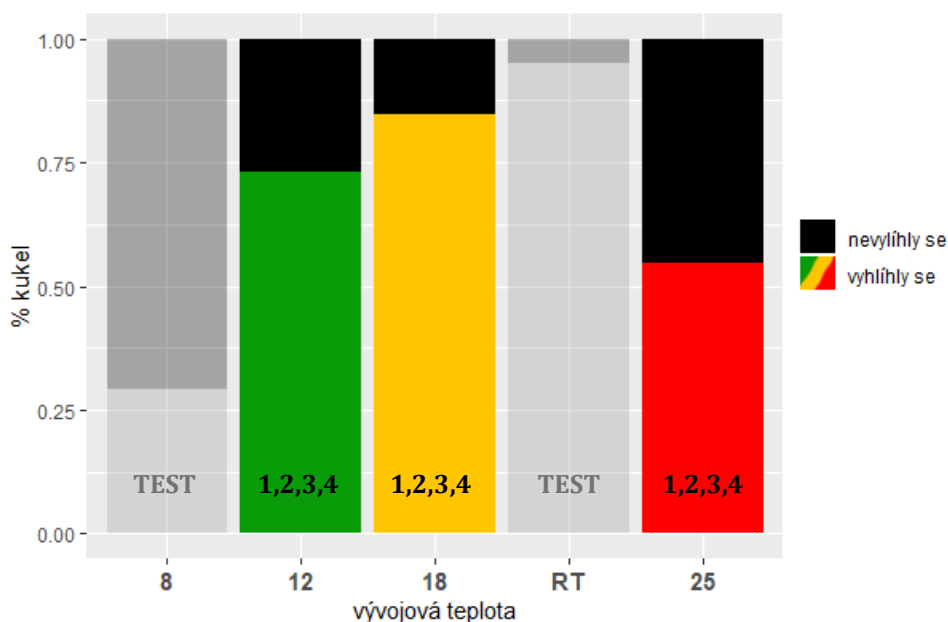
přesnosti mimeze dle analýzy obrazu, g - vliv napodobovaného modelu určeného pomocí analýzy obrazu (A – mimetici včely medonosné, V – mimetici vos, vosíků, sršní a nomád), h – vliv přesnosti mimeze určené pomocí analýzy obrazu za různého osvětlení, i – vliv činnosti u jednotlivých pohlaví, j – vliv napodobovaného modelu určeného pomocí analýzy obrazu u jednotlivých pohlaví (A – mimetici včely medonosné, V – mimetici vos, vosíků, sršní a nomád). Chybové úsečky znázorňují 95 % interval spolehlivosti.

4.2. Laboratorní experimenty

4.2.1. Vliv vývojové teploty na úspěšnost ekloze

Skupiny, které se vyvíjely v 12 °C, 18 °C, a 25 °C, se mezi sebou průkazně lišily v úspěšnosti ekloze (Pearsonův chí-kvadrát test, $\chi^2 = 43.945$, $p = 2.867e-10$, $Df = 2$). Pestřenky, které se vyvíjely v 25 °C, měly nejnížší úspěšnost ekloze. Nejvyšší úspěšnost ekloze měly pestřenky, které se vyvíjely v 18 °C.

Na diagramu níže jsou pro srovnání vyobrazeny i úspěšnosti ekloze pro snůšku „TEST“, využívanou v pilotních pokusech, která se vyvíjela v 8 °C a pokojové teplotě 21,5 °C (± 1 °C) (**Obrázek 20**). Do statistických analýz tato snůška (a tedy ani její vývojové teploty, 8 °C a RT) zahrnuta nebyla.



Obrázek 20 Vliv vývojové teploty na úspěšnost ekloze. Barevné sloupce zobrazují průměrnou procentuální úspěšnost ekloze pro snůšky č.1-4 v jednotlivých vývojových teplotách (12 °C, 18 °C a 25 °C). Šedé sloupce pak pro srovnání ukazují úspěšnost ekloze pro snůšku „TEST“ využívanou v pilotních pokusech, která se vyvíjela v 8 °C a v pokojové teplotě 21,5 °C (± 1 °C).

4.2.2. Vliv vývojové teploty na aktivitu pestřenek v různých teplotách

Aktivita ve 12 °C

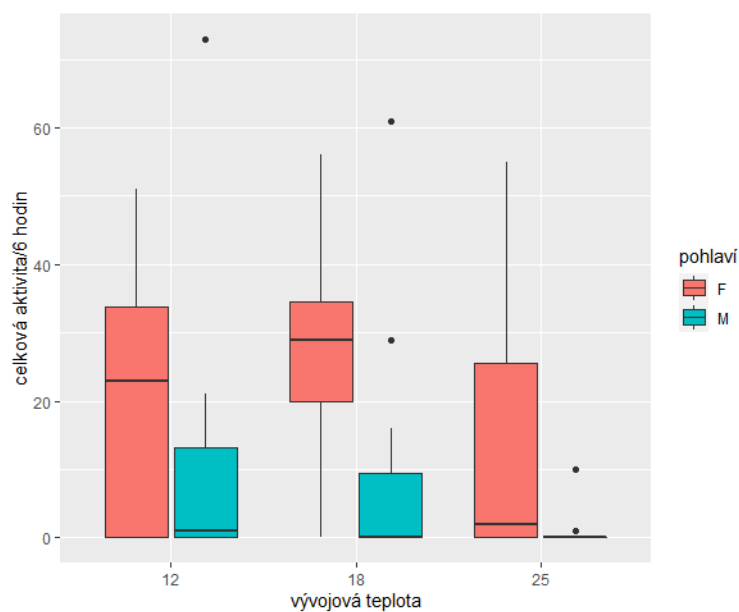
Na aktivitu pestřenek ve 12 °C mělo průkazný vliv pohlaví (GLM, $p = 0.001028$), samci byli méně aktivní než samice. Vliv měla také vývojová teplota (GLM, $p = 0.014652$), jedinci, kteří se vyvíjeli ve 25 °C, byli méně aktivní než jedinci, kteří se vyvíjeli ve 12 °C nebo 18 °C. Identita snůšky neměla na aktivitu vliv (GLM, $p > 0.05$) (**Obrázek 21, Tabulka 7**).

Tabulka 7 Výsledky zobecněného lineárního modelu testujícího závislost mezi jednotlivými proměnnými a aktivitou pestřenek *Eristalis tenax* při 12 °C. Model – použitá rodina zobecněných lineárních modelů, link – spojovací funkce, Response – závislá proměnná, Resid. Df – reziduální stupně volnosti, Resid. Dev – reziduální deviance, F – F hodnota, Pr(>F) – p hodnota, NULL – nulový model.

Analysis of Deviance Table

Model: quasipoisson, link: log
Response: aktivita 12 °C

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			65	1831.7		
Snůška	4	156.47	61	1675.2	1.9800	0.109546
Pohlaví	1	236.16	60	1439.1	11.9539	0.001028
Teplota	2	179.62	58	1259.5	4.5462	0.014652



Obrázek 21 Aktivita pestřenek *E. tenax* ve 12 °C.

Aktivita v 18 °C

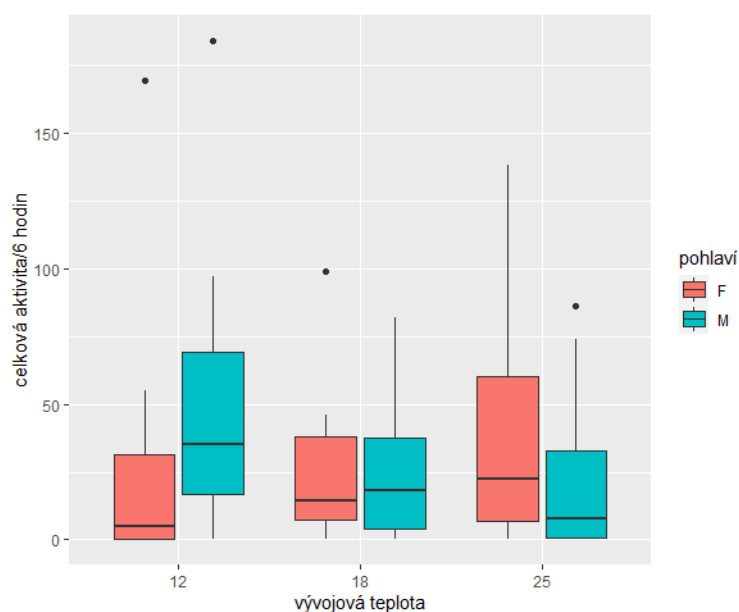
Na aktivitu pestřenek v 18 °C nemělo vliv pohlaví ani vývojová teplota (GLM, $p > 0.05$). Identita snůšky vykazovala jistý trend ve vyšší aktivitě jedinců ze snůšek č. 3, č. 4 a jedinců z vážících klecí (kteří pochází ze snůšek č. 1, 2 a 3), ale vliv identity snůšky na aktivitu byl těsně neprůkazný (GLM, $p = 0.05322$) (**Obrázek 22, Tabulka 8**).

Tabulka 8 Výsledky zobecněného lineárního modelu testujícího závislost mezi jednotlivými proměnnými a aktivitou pestřenek *Eristalis tenax* při 18 °C. Legenda viz Tabulka 7.

Analysis of Deviance Table

Model: quasipoisson, link: log
Response: aktivita 18 °C

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			84	3341.7		
Snůška	4	391.12	80	2950.6	2.4483	0.05322
Pohlaví	1	43.63	79	2907.0	1.0924	0.29921
Teplota	2	71.88	77	2835.1	0.9000	0.41082



Obrázek 22 Aktivita pestřenek *E. tenax* v 18 °C.

Aktivita v pokojové teplotě

Na aktivitu pestřenek v pokojové teplotě nemělo průkazný vliv pohlaví, vývojová teplota ani identita snůšky (GLM, $p > 0.05$) (**Obrázek 23, Tabulka 9**).

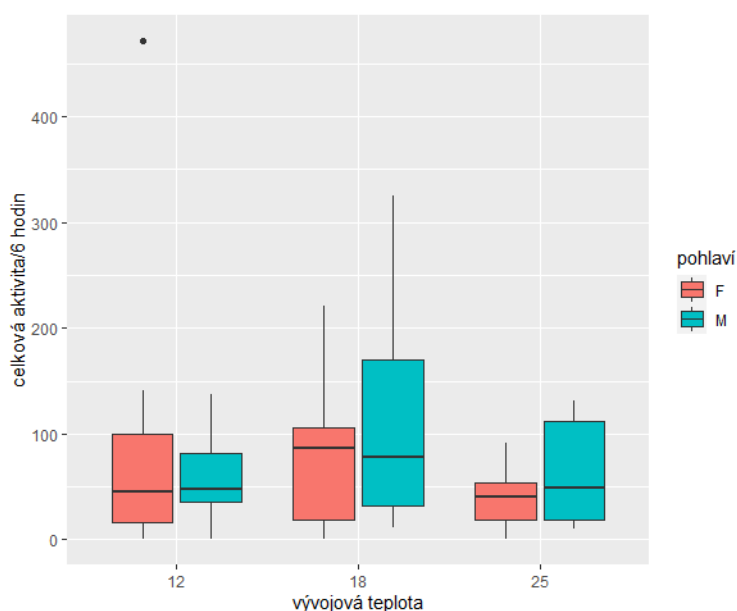
Tabulka 9 Výsledky zobecněného lineárního modelu testujícího závislost mezi jednotlivými proměnnými a aktivitou pestřenek *Eristalis tenax* při pokojové teplotě. Legenda viz Tabulka 7.

Analysis of Deviance Table

Model: quasipoisson, link: log

Response: aktivita RT

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			65	4540.3		
Snůška	4	322.89	61	4217.4	0.9626	0.4350
Pohlaví	1	29.00	60	4188.4	0.3459	0.5587
Teplota	2	186.14	58	4002.3	1.1099	0.3365



Obrázek 23 Aktivita pestřenek *E. tenax* v pokojové teplotě.

4.2.1. Vliv vývojové teploty na morfologii a zbarvení

Délka křídel

Délka křídel byla ovlivněna vývojovou teplotou (ANOVA, $p = 2.168e-09$). Jedinci, kteří se vyvíjeli v 18 °C, měli delší křídla než jedinci, kteří se vyvíjeli v 12 °C, resp. 25 °C (Tukey's HSD, $p < 2.2e-16$, resp. $p = 0.0006141$). Mezi jedinci vyvíjejícími se v 12 °C a 25 °C nebyl v délce křídel průkazný rozdíl (Tukey's HSD, $p > 0.05$). Délka křídel byla ovlivněna také pohlavím (ANOVA, $p < 2.2e-16$), přičemž samice měly delší křídla než samci a identitou snůšky (ANOVA, $p < 2.2e-16$) (**Obrázek 24a, Tabulka 10**).

Tabulka 10 Výsledky lineárního modelu testujícího závislost mezi jednotlivými proměnnými a délkou křídel pestřenky *Eristalis tenax*. Response – závislá proměnná, Df – stupně volnosti, Sum Sq – suma čtverců, Mean Sq – průměrný čtverec, F value – F hodnota, Pr(>F) – p hodnota, Residuals – reziduální variabilita.

Analysis of Variance Table

Response: Délka křídel

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Snůška	4	33.821	8.455	97.105	< 2.2e-16
Pohlaví	1	33.220	33.220	381.521	< 2.2e-16
Teplota	2	3.745	1.872	21.505	2.168e-09
Residuals	269	23.423	0.087		

Délka hrudi

Vývojová teplota měla průkazný vliv na délku hrudi (ANOVA, $p = 0.009615$). Pestřenky, které se vyvíjely v 18 °C, měly delší hrud' než pestřenky, které se vyvíjely v 12 °C (Tukey's HSD, $p = 0.0237529$) a 25 °C (Tukey's HSD, $p = 0.0296412$). Pestřenky, které se vyvíjely ve 12 °C a 25 °C, se v délce hrudi průkazně nelišily (Tukey's HSD, $p > 0.05$). Samci měli kratší hrud' než samice (ANOVA, $p < 1.506e-06$). Identita snůšky měla průkazný vliv (ANOVA, $p < 2.2e-16$) (**Obrázek 24b, Tabulka 11**).

Tabulka 11 Výsledky lineárního modelu testujícího závislost mezi jednotlivými proměnnými a délkou hrudi pestřenky *Eristalis tenax*. Legenda viz Tabulka 10.

Analysis of Variance Table

Response: Délka hrudi

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Snůška	4	8.5765	2.14412	38.7000	< 2.2e-16
Pohlaví	1	1.3235	1.32348	23.8879	1.506e-06
Teplota	2	0.5209	0.26047	4.7014	0.009615
Residuals	382	21.1642	0.05540		

Poměr délky křídel k délce hrudi

Teplota při vývoji neměla na poměr délky křídel k délce hrudi průkazný vliv (ANOVA, $p > 0.05$). Pohlaví se však v tomto poměru vzájemně lišila (ANOVA, $p = 7.82e-14$), přičemž samice měly vyšší poměr délky křídel k délce hrudi než samci. Identita snůšky neměla průkazný vliv (ANOVA, $p > 0.05$) (**Obrázek 24c, Tabulka 12**).

Tabulka 12 Výsledky lineárního modelu testujícího závislost mezi jednotlivými proměnnými a poměrem délky křídel k délce hrudi pestřenky *Eristalis tenax*. Legenda viz Tabulka 10.

Analysis of Variance Table

Response: Poměr délky křídel k délce hrudi

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Snůška	4	0.1333	0.03332	2.0667	0.08546
Pohlaví	1	1.0028	1.00284	62.1970	7.82e-14
Teplota	2	0.0190	0.00952	0.5903	0.55486
Residuals	269	4.3373	0.01612		

Zbarvení

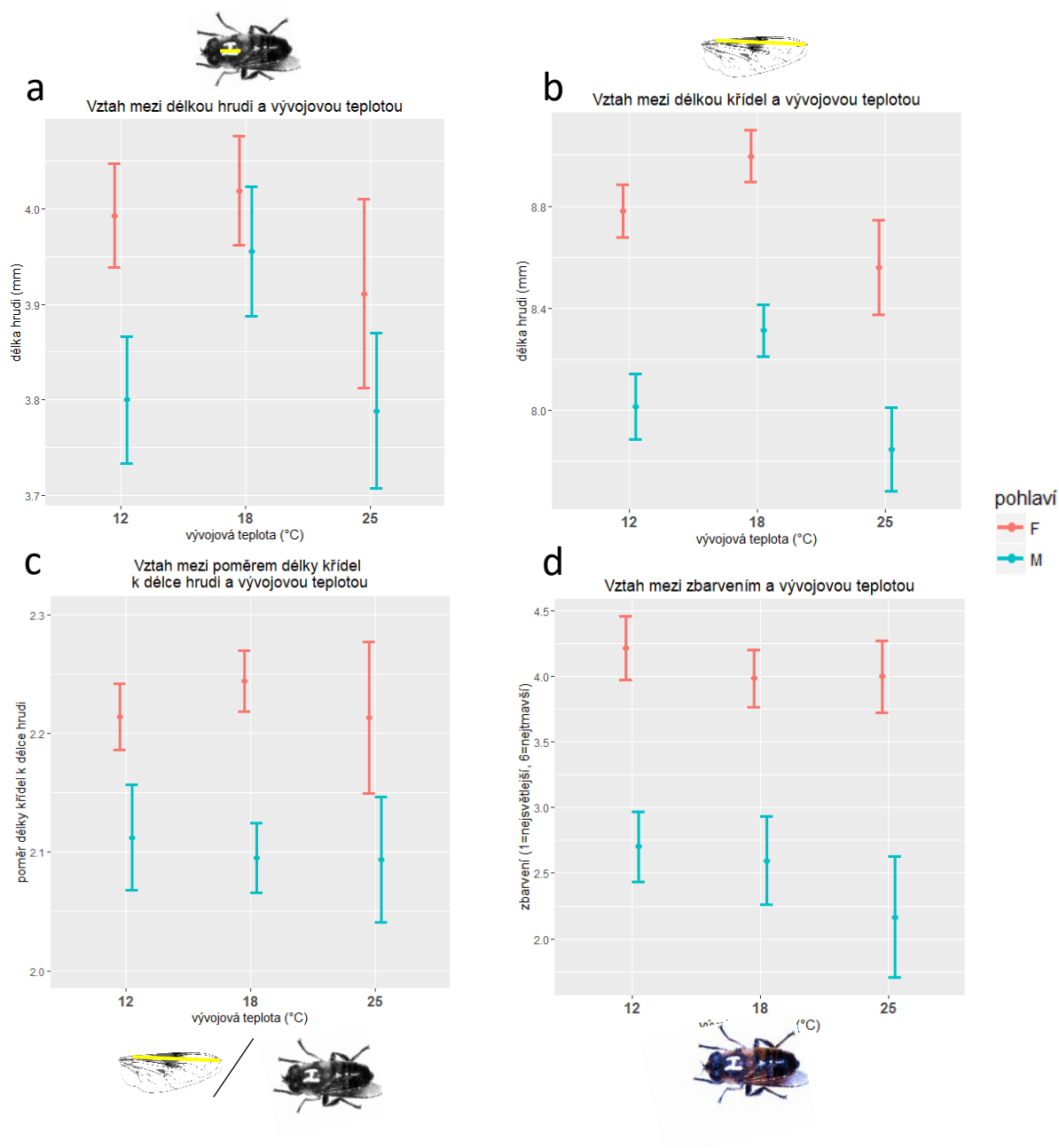
Vztah mezi zbarvením a vývojovou teplotou vykazoval jistý trend: jedinci, kteří se vyvíjeli v 12 °C, se zdáli mít mírně tmavší zbarvení zadečku než jedinci, kteří se vyvíjeli v 25 °C, ale tato závislost nebyla průkazná (ANOVA, $p = 0.09548$). Naopak průkazný vliv na zbarvení mělo pohlaví (ANOVA, $p < 2.2e-16$), přičemž samci byli světlejší než samice. Průkazné byly také rozdíly ve zbarvení mezi snůškami (ANOVA, $p = 4.234e-12$) (**Obrázek 24d, Tabulka 13**).

Tabulka 13 Výsledky lineárního modelu testujícího závislost mezi jednotlivými proměnnými a zbarvením zadečku pestřenky *Eristalis tenax*. Legenda viz Tabulka 10.

Analysis of Variance Table

Response: Zbarvení

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Snůška	4	79.36	19.840	15.9693	4.234e-12
Pohlaví	1	222.21	222.205	178.8555	< 2.2e-16
Teplota	2	5.87	2.936	2.3633	0.09548
Residuals	382	474.59	1.242		



Obrázek 24 Vliv vývojové teploty na morfologii a zbarvení u *Eristalis tenax*. a – vliv na délku křídel, b – vliv na délku hrudi, c – vliv na poměr délky křídel k délce hrudi, d – vliv na zbarvení.

4.2.2. Vliv vývojové teploty na hmotnost a její změny v čase

Samice byly těžší než samci (ANOVA, $p = 2.53e-10$). Se zvyšujícím se věkem pestřenky se hmotnost pestřenek zvětšovala (ANOVA, $p = 0.0001054$), tento trend však měl u každého pohlaví jiný průběh (ANOVA, $p = 3.59e-05$), přičemž samice oproti samcům

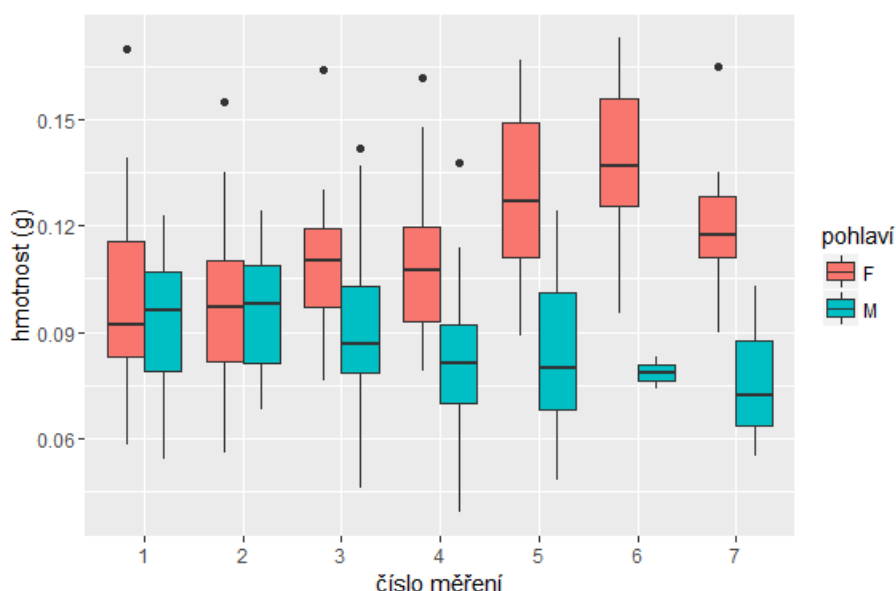
přibíraly výrazně více. Vývojová teplota hmotnost ani její změny v čase neovlivňovala (ANOVA, $p > 0.05$) (**Obrázek 25, Tabulka 14**).

Tabulka 14 Výsledky lineárního modelu testujícího závislost mezi jednotlivými proměnnými, resp. jejich interakcemi a hmotností pestřenky *Eristalis tenax*. Legenda viz Tabulka 10.

Analysis of Variance Table

Response: Hmotnost

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
Věk	1	0.008834	0.0088341	15.7935	0.0001054	***
Pohlaví	1	0.025409	0.0254093	45.4265	2.53e-10	***
Teplota	2	0.000238	0.0001192	0.2131	0.8082778	
Věk:Pohlaví	1	0.010095	0.0100954	18.0485	3.59e-05	***
Věk:Teplota	2	0.001572	0.0007859	1.4050	0.2482944	
Residuals	165	0.092293	0.0005593			

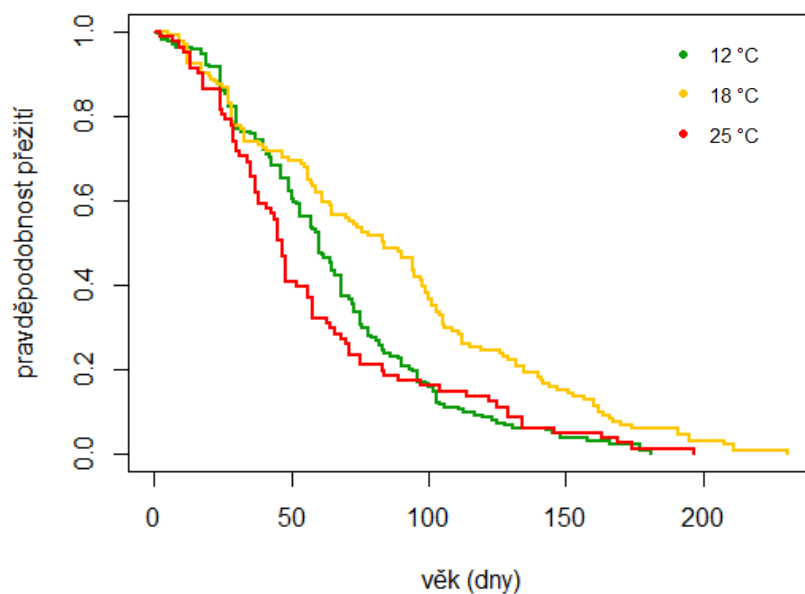


Obrázek 25 Změny hmotnosti v čase v závislosti na pohlaví u pestřenky *E. tenax*.

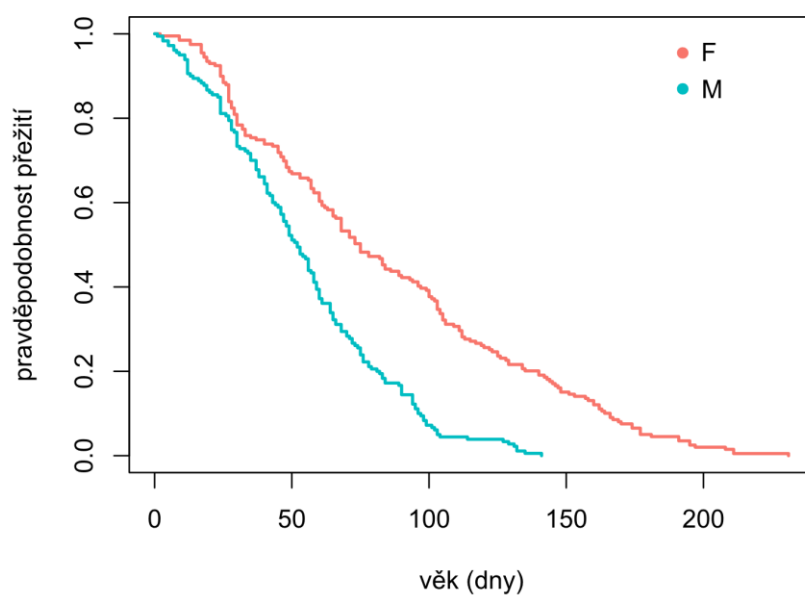
4.2.3. Vliv vývojové teploty na délku dožití

Vývojová teplota měla průkazný vliv na délku dožití (log-rank test, $\chi^2 = 23$, $p = 1e-05$, $Df = 2$). Pestřenky z 18 °C měly vyšší průměrnou délku dožití, pestřenky z 12 °C a 25 °C se mezi sebou v délce dožití výrazně spíše nelišily (**Obrázek 26**). Dále se projevil vliv pohlaví (log-rank test, $\chi^2 = 55.4$, $p = 1e-13$, $Df = 1$), samice měly vyšší délku dožití než samci (**Obrázek 27**), nicméně samci i samice vykazovaly stejný trend v přežívání jedinců vyvíjejících se v různých teplotách (**Obrázek 28**). Absolutní maximum délky dožití bylo 231 dní, tohoto věku se dožila samice, která se vyvíjela v 18 °C. U pestřenek, které se

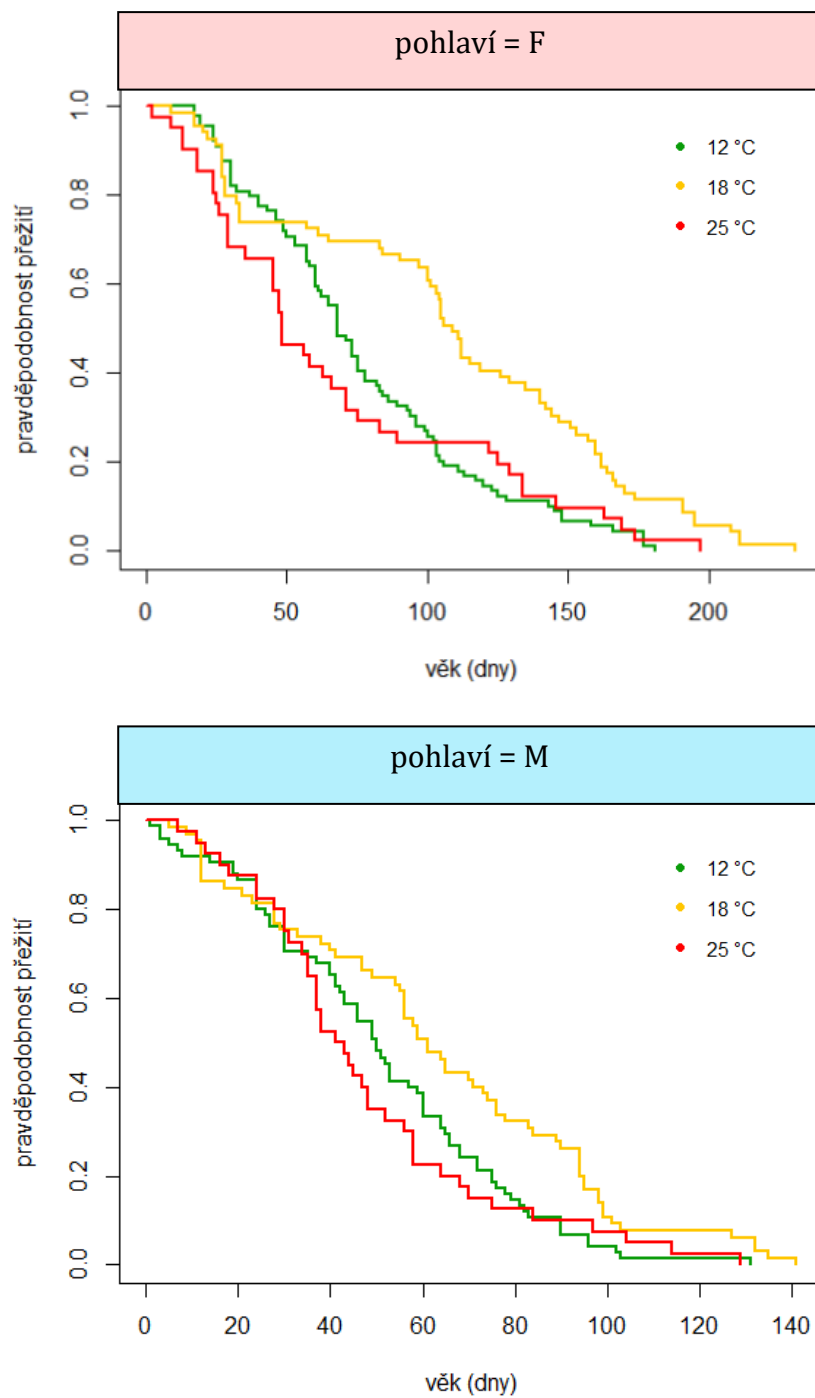
vyvíjely v 25 °C, dosahovalo maximum délky dožití 197 dní, ve 12 °C to bylo 181 dní, v obou případech se jednalo o samice.



Obrázek 26 Vztah mezi přežíváním a vývojovou teplotou u pestřenky *Eristalis tenax*.



Obrázek 27 Vztah mezi přežíváním a pohlavím u pestřenky *Eristalis tenax*.



Obrázek 28 Vztah mezi přežíváním a vývojovou teplotou v závislosti na pohlaví u pestřenky *Eristalis tenax*.

5. Diskuse

5.1. Fakultativní endotermie u pestřenkovitých

Dříve publikované práce (Digby, 1955; Heinrich & Pantle, 1975) prokázaly existenci fakultativní endotermie u některých druhů pestřenek. V rámci této diplomové práce jsme ověřili, že endotermie se netýká jen několika málo druhů, nýbrž je velmi rozšířeným jevem u širokého druhového a morfotypového spektra.

Rozdíl mezi teplotou těla a teplotou okolí (T_{diff}) u pestřenek klesal se vzrůstající teplotou okolí. To je patrně způsobeno jednak potřebou zahřívání na optimální tělesnou teplotu v nízkých teplotách, jednak přiblížením se optimální tělesné teplotě a snahou zabránit zvyšujícímu se riziku přehřátí ve vysokých teplotách. Podobný jev byl popsán i u jiných skupin fakultativně endotermních živočichů (např. Kleckova et al., 2014).

Ačkoliv všechny námi testované druhy pestřenek vykazovaly jistou schopnost endotermie, variabilita v T_{diff} , jakožto veličině, která aproximuje schopnost endotermie, byla značná. Vyjma faktorů prostředí byly tyto rozdíly podmíněny především velikostí a pohlavím testovaných pestřenek. Část variability však zůstala nevysvětlena i po odfiltrování druhové příslušnosti, velikosti, pohlaví a faktorů prostředí, a na tuto část variability jsme se zaměřili, abychom zjistili, zda v ní hraje roli přesnost mimeze a napodobovaný model.

5.2. Přesnost mimeze a termoregulace

Testovali jsme hypotézu, že existence a udržování nepřesné mimeze jsou u pestřenek způsobeny existencí trade-off mezi přesností mimeze a efektivitou termoregulace (Taylor et al., 2016). Autoři této hypotézy ji dokládají faktem, že nepřesně mimetizující pestřenky jsou tmavší než přesně mimetizující, což sice snižuje jejich podobnost k modelu, ale současně by jim tmavší zbarvení mohlo napomáhat k efektivnější termoregulaci (např. rychlejšímu zahřívání a udržování teploty).

Naše výsledky mírně závisely na metodice studie, ze které jsme čerpali údaje o přesnosti mimeze. Přesnost mimeze hodnocená lidmi (Hassall et al., 2019; Howarth et al., 2000) schopnost endotermie (T_{diff}) neovlivňovala, u přesnosti založené na analýze obrazu (Taylor et al., 2016) vyšel vliv na T_{diff} na hranici průkaznosti, a poněkud překvapivě trend naznačoval růst T_{diff} v závislosti na přesnosti mimeze. Takový trend by

znamenal, že „lepší termoregulaci“ vykazují přesní mimetici (Taylor et al., 2016, předpokládá přesně opačný trend).

Je otázkou, zda je neprůkazný rozdíl v T_{diff} mezi přesnými a nepřesnými mimetiky dostatečným argumentem k zamítnutí výše zmiňované hypotézy. Nepřesní mimetici by totiž „efektivnější“ termoregulaci mohli mít založenou nikoliv na vyšším výsledném T_{diff} , nýbrž například na nižším energetickém vkladu, který musí vyvinout, aby dosáhli stejného T_{diff} . Pestřenky pro navýšení tělesné teploty nad teplotu okolí využívají mechanismus slunění (basking) a svalový třes (shivering) (Heinrich & Pantle, 1975). Svalový třes je sice efektivní, ale energeticky poměrně náročný mechanismus (Heinrich & Pantle, 1975), a pokud by nepřesní mimetici dosahovali endotermie spíše pomocí baskingu, pak by mohli značné množství energie ušetřit. Naše výsledky však ukázaly, že nepřesní mimetici nevykazovali vyšší vliv osvitů na T_{diff} než přesní, což naznačuje, že nejsou v baskingu „efektivnější“ než přesní mimetici.

Zdá se tedy, že přesní a nepřesní mimetici se ve schopnostech a mechanismech termoregulace neliší. Nabízí se otázka, jak je to možné, když se současně liší ve tmavosti zbarvení. Dřívější práce však naznačují, že tmavší zbarvení nemusí automaticky znamenat vyšší T_{diff} . Při pokusech, kdy byly různé druhy hmyzu, vč. několika druhů pestřenek, natírány černou barvou (Digby 1955), se ukázalo, že černé zbarvení nemá jednoznačný vliv na zvyšování tělesné teploty. U některých druhů se natření černou barvou projevilo zvýšením teploty těla, ale u jiných se teplota těla naopak snížila, neboť černé zbarvení vedlo k zahřívání především vrchní vrstvy kutikuly, což nejspíš změnilo tok vedení tepla v těle a vedlo k vyšším tepelným ztrátám (Digby 1955). Zbarvení obecně mělo na výslednou teplotu těla spíše malý vliv (Digby 1955). Tmavé zbarvení nepřesných mimetiků tedy může hypoteticky zastávat různorodou roli, kterou ovlivňuje jeho morfologický kontext.

5.3. Napodobovaný model a termoregulace

Testovali jsme, zda se v T_{diff} liší mimetici různých modelů. Nejvyššího T_{diff} dosahovali mimetici čmeláků, dále mimetici včel, poté mimetici vos (vosíků, sršní, nomád) a nejmenší T_{diff} měli mimetici drobných tmavých včel.

Není zas tak překvapivé, že mimetici čmeláků mají nejvyšší T_{diff} , neboť se stejně jako jejich modely vyskytují i ve vyšších nadmořských výškách a celkově chladnějším

prostředí, které nutně vyžaduje vyšší rozdíl teploty těla vůči teplotě okolí. Nicméně už jen rozdíly mezi „včelí kategorií“ (mimetici včely medonosné) a „vosí kategorií“ (mimetici vos, vosíků, sršní, nomád) tímto faktem vysvětlitelné nejsou, neboť teploty okolí, kde se pestřenky z těchto dvou kategorií vyskytovaly, se od sebe nelišily.

Příčinu bychom mohli hledat spíše v morfologii. Jelikož efekt velikosti byl v této analýze odfiltrován, nelze rozdíly v T_{diff} přičítat odlišné velikosti mimetiků napodobujících různé modely. Mimetici jednotlivých modelů se však liší v celé řadě jiných morfologických parametrů, například ve tvaru těla, chlupatosti a reflektivitě povrchů, což jsou parametry, které mohou hrát ve schopnosti fakultativní endotermie významnou roli. Předpokládáme tedy, že za rozdíly v T_{diff} u mimetiků napodobujících různé modely může stát odlišná morfologie, zejména tvar těla nebo chlupatost.

5.4. Sexuální dimorfismus v termoregulaci

V našem vzorku jsme pozorovali pohlavní dimorfismus v rozdílu teplot těla a teplot okolí (T_{diff}). Samci měli v našem vzorku vyšší T_{diff} než samice.

Dřívější práce naznačují, že samice pestřenek by mohly mít adaptace, které jim umožňují efektivní ochlazování pomocí odpařování vody, neboť mají vyšší „ztráty vody odparem“ (evaporative water loss) na jednotku hmotnosti než samci (Tomlinson & Menz, 2015), ač v intenzitě metabolismu se neliší (Tomlinson & Menz, 2015). Jelikož zvýšené ztráty vody odparem byly v minulosti popsány jako adaptivní mechanismus umožňující ochlazování u některých skupin, převážně fytofágního (Toolson, 1987) a hematofágního (Edney & Barrass, 1962), hmyzu, můžeme se domnívat, že i u samic pestřenek mohou zastávat obdobnou funkci a umožňovat jim v případě potřeby snížit tělesnou teplotu, aby zabránily termálnímu poškození.

Je však otázkou, proč by termální poškození mělo být větší hrozbou pro samice než pro samce pestřenek. Klíčem by mohly být odlišnosti v dozrávání pohlavních orgánů. U *Drosophila melanogaster* bylo zjištěno, že zatímco u samců proběhne kompletní spermatogeneze během několika málo dní po metamorfóze v dospělce, u samic probíhá dozrávání vajíček průběžně během života imaga (Huettnner, 1924). Teplota okolí může mít na dozrávání vajíček a fekunditu samic výrazný vliv (Sidiqqi & Barlow, 1972). U pestřenek tato problematika dosud nebyla detailněji studována, nicméně víme, že pestřenky rovněž nejsou pohlavně dospělé bezprostředně po

metamorfóze, nýbrž k dosažení maturity potřebují nejprve zkonsumovat jisté množství pylu (Haslett, 1989). U samic je nutná jeho průběžná konzumace ve větším množství, zatímco u samců postačuje malá, jednorázová dávka (Haslett, 1989). U pestřenek tedy dost možná vajíčka rovněž dozrávají průběžně, a tento proces by pak mohl být vysokými teplotami narušen, což může u samic působit tlak na lepší schopnosti ochlazování. Teplotní optimum pro dozrávání vajíček je nicméně napříč hmyzími taxony vysoce variabilní (Ratte, 1984), a tak bez dalšího výzkumu můžeme jen hypotetizovat, zda se na pohlavních rozdílech v termoregulaci pestřenek podílí i tlak na teplotu nutnou pro úspěšné dozrávání vajíček.

Pro skutečnost, že samci mají vyšší rozdíl teploty těla a teploty okolí než samice, existují také další vysvětlení. V následných analýzách jsme zjistili, že rozdíl v T_{diff} mezi samci a samicemi byl zvláště patrný v závislosti na činnosti, kterou pestřenky provozovaly. Zatímco T_{diff} sedících a letících samic se nelišil, u samců jsme pozorovali výrazně vyšší T_{diff} v letu než při sezení. Klíčem by tedy mohlo být letové chování, ve kterém u pestřenek panuje značný pohlavní dimorfismus. Zatímco samci pestřenek se během letu často vznášejí na místě (hovering), samice se vznášení věnují zřídka, a většina jejich letové aktivity sestává z přeletů mezi květy (Gilbert, 1984). Vznášení však patrně tělesnou teplotu samo o sobě nezvyšuje, u samců malých pestřenek může naopak teplotu snižovat kvůli zvýšení proudění vzduchu kolem křídel, které od těla odvádí teplo (Gilbert, 1984). Vznášení je však u samců součástí dvoření, kdy se samci shromažďují na výrazných místech v krajině, často poblíž míst, kam samice létají k ovipozici či za potravou, a tvoří drobná hejna, ve kterých za pomoci leteckých manévrů „obhajují“ malá vzdušná teritoria (tzv. lek) (Gilbert, 1984; Heinrich & Pantle, 1975). Jelikož dobrá termoregulace a schopnost aktivovat i při nižších teplotách patrně ovlivňují pozici samce v hejně a současně i letovou rychlost (Gilbert, 1984; Heinrich & Pantle 1975), důležitou mj. pro odchycení samice, je u samců výrazně vyšší tlak na schopnost endotermie během letu. Můžeme předpokládat, že právě tento tlak vede k vyššímu T_{diff} u letících samců.

Velmi výrazné byly také rozdíly v míře, jakou je T_{diff} samců a samic ovlivněn tím, jaký napodobují model. Zatímco samice mimetizující různé modely se mezi sebou v T_{diff} lišily jen velmi málo, samci pestřenek mimetizující různé modely vykazovali v T_{diff} velké rozdíly (mimetici čmeláků > mimetici včely medonosné > mimetici vos, vosíků, sršní a nomád > mimetici drobných tmavých včel). Důvodem, proč se tyto rozdíly projevíly

především u samců, by opět mohl být tlak proti přehřívání u samic, a naopak tlak pohlavního výběru na vyšší teplotu u lekujících samců, kteří jako exaptaci využijí různé morfologické rysy spojené s mímézí. Například výrazné chlupy a kompaktní tvar těla, který se vyskytuje u čmeláčích mímetiků, tak může současně sloužit jak k mímetickým účelům, tak i proti tepelným ztrátám u lekujících samců.

5.5. Vliv vývojové teploty na úspěšnost ekloze

Úspěšnost ekloze *Eristalis tenax* byla v našich experimentech snížena jak vysokými, tak nízkými vývojovými teplotami. V Adelaide (Jižní Austrálie), kde jsme pokusy prováděli, denní teploty neřádka překračují 40 °C, a mezi dnem a nocí se objevují výrazné teplotní rozdíly (Bureau of Meteorology), ale optimum pro úspěšné kuklení leželo mezi 18 °C a 25 °C. To ostatně dobře koresponduje s údaji ze studie prováděné ve Spojeném království (Heal 1989), kde ovšem panují značně odlišné klimatické podmínky.

Tyto výsledky by mohly naznačovat, že *E. tenax* má z nějakých důvodů stabilní teplotní optimum pro úspěšné kuklení, které se možná příliš nemění v různorodých klimatických podmínkách. Důvodem by mohly být teplotní nároky pro tvorbu a správnou funkci některých proteinů, což je mechanismus, který byl v minulosti studován např. u masařky *Sarcophaga crassipalpis* (Yocum et al. 1994).

5.6. Vliv vývojové teploty na aktivitu v různých teplotách

Pestřenky *Eristalis tenax* byly nejaktivnější v nejvyšší testovací teplotě 21,5 °C (± 1 °C) a nejméně aktivní v nejnižší testovací teplotě 12 °C ($\pm 1,5$ °C).

Tento fakt dokládá, že ač jsou pestřenky schopné využívat k zahřívání těla endotermní mechanismy, nejsou schopny dosáhnout úplné nezávislosti na teplotě okolí a míra jejich aktivity je okolní teplotou podmíněná. Toto zjištění dobře odpovídá výsledkům našich terénních experimentů, kdy teplota okolí vysvětlovala velkou část variability v teplotě těla. Na aktivitu v teplotách 18 °C a 21,5 °C nemělo vliv pohlaví, identita snůšky ani vývojová teplota, což může značit, že udržet si určitou míru aktivity v těchto teplotách nejspíš nepůsobí pestřenkám příliš velké potíže, a míra jejich aktivity je v těchto teplotách poměrně robustní.

Naše výsledky však naznačují, že ve 12 °C se pestřenky možná dovedou přizpůsobovat své vývojové teplotě, a to tak, že v ní po metamorfóze dovedou být

aktivnější. Náznak této fenotypové plasticity jsme pozorovali ve 12 °C, kde byly aktivnější pestřenky vyvíjející se v 12 °C a 18 °C, než pestřenky vyvíjející se v 25 °C. Naopak v 18 °C ani 21,5 °C neměla vývojová teplota na aktivitu žádný vliv. Tyto výsledky však mohou být vysvětleny několika různými scénáři.

Jednou z možností je, že pozorované výsledky jsou zapříčiněny existencí fenotypické plasticity v nízkých teplotách, která způsobuje, že jsou pestřenky vyvíjející se v 12 a 18 °C v nízké teplotě aktivnější. Fyziologické mechanismy, které přizpůsobení se vývojové teplotě zajišťují, mohou být v nízkých a vysokých teplotách odlišné (Chen et al., 1991). Je tedy možné, že zatímco vývoj v chladnějších teplotách (12 °C a 18 °C) spustil odpověď ve formě schopnosti zůstat aktivní i v nízké teplotě, ve vysokých teplotách se taková odpověď spustit nemusela, neboť rizika, kterým pestřenky čelí, jsou v nízkých a vysokých teplotách odlišná. V nízkých teplotách hrozí kromě poškození chladem, vůči kterému se pestřenky zdají být velmi odolné (Hart et al., 1997), především vysoké riziko predace, neboť nízké teploty snižují jejich aktivitu, a pestřenky se tak stávají snadnějším cílem pro predátory. Oproti tomu ve vysokých teplotách jim vyšší predace nehrozí, a rizikem je tedy především přehřátí. Pokud by u pestřenek odpověď na vývojovou teplotu byla spouštěna především proto, aby zabránila vyššímu riziku predace, pak by se mohla vyskytovat jen v reakci na nízké teploty, a nikoliv vysoké.

Nemůžeme však vyloučit, že ve vysokých teplotách k podobnému jevu rovněž dochází, pouze ho nejsme schopni detekovat, protože jsme zvolili „nedostatečně vysoké“ testovací teploty. V terénní části této diplomové práce jsme ověřili, že dospělé pestřenky jsou aktivní i v teplotách okolí kolem 35 °C, což je ostatně v souladu i s údaji z literatury, která naznačuje, že optimum aktivity alespoň některých druhů pestřenek by mohlo být lehce pod 29 °C teploty okolí (Maier & Waldbauer, 1979), a tak je možné, že testovací teplota 21,5 °C je příliš nízká, než aby se v ní případná fenotypová plasticita projevila. Nízká aktivita pestřenek vyvíjejících se v 25 °C při testování v 12 °C by pak mohla nasvědčovat tomu, že u těchto jedinců došlo k „posunu optima aktivity“ do vyšších teplot. K podobnému „posunu optima aktivity“ mohlo dojít i v případě pestřenek vyvíjejících se v 12 °C, a to směrem k nižším teplotám, ale jelikož jsme nezvolili dostatečně vysoké testovací teploty, nemohl se možná tento jev ve výsledcích testování projevit. Dalším vysvětlením pozorovaného trendu by mohla být horší životaschopnost pestřenek vyvíjejících se v 25 °C, čemuž ostatně nasvědčuje i nižší úspěšnost ekloze

v této teplotě, nicméně toto vysvětlení poněkud nesedí s faktem, že se nižší aktivita pestřenek vyvíjejících se v 25 °C projevovala pouze při testování v 12 °C.

V aktivitě se projevil také pohlavní dimorfismus. Při testování ve 12 °C byly samice aktivnější než samci (v ostatních testovacích teplotách nemělo pohlaví vliv, což odpovídá výsledkům Thyselius & Nordström 2016, kde autoři měřili aktivitu *E. tenax* v pokojové teplotě). To je poněkud překvapivé, neboť v našich terénních experimentech vykazovaly samice nižší tělesnou teplotu než samci, a tudíž bychom očekávali, že budou vykazovat také nižší míru aktivity. Musíme si však uvědomit, že ekologie a chování pestřenek je značně pohlavně dimorfní, což nutně vede i k rozdílné termoregulační strategii. Zatímco samice potřebují mít dostatečně vysokou tělní teplotu především proto, aby se mohly pohybovat mezi květy při sbírání potravy (pylu a nektaru), a také proto, aby v případě potřeby unikly před predátorem, samci sběrem potravy tolik času netráví, neboť pyl potřebný k sexuální maturaci nasbírají jednorázově (Haslett, 1989), a poté už se živí převážně nektarem, který vyžadují především pro doplnění energie při lekování, které také oproti sběru potravy vyžaduje výrazně vyšší teploty těla (Gilbert, 1984). Z těchto faktů vychází rozdílná strategie: samice jsou přizpůsobené pomalejšímu přeletování mezi květy, které nevyžaduje tak vysokou tělní teplotu, ale musí fyzickou aktivitou trávit hodně času, aby se nasatily. Samci sběrem potravy nemusí trávit tolik času, tedy být tolik aktivní, ale pokud už aktivují, pak hlavně během lekování, kdy musí dosáhnout vysoké tělesné teploty, aby uspěli v pohlavním výběru. Samice současně musí být přizpůsobené nižším teplotám, neboť alespoň některé z nich ve stádiu dospělce přezimují, zatímco samci obvykle před zimou uhynou, případně podnikají dálkové migrace do teplejších oblastí (Tomlinson & Menz, 2015). Zařízení LAM25, ve kterém jsme aktivitu měřili, vzlet neumožňuje a snímá pestřenky při chůzi, a proto se případná vyšší aktivita samců v letu nemohla projevit. Svou roli může hrát i to, že laboratorní podmínky napodobují podmínky prostředí jen do jisté míry, a mohou tak zanedbávat nějaký faktor, který je pro termoregulaci některého pohlaví určující. Při podrobnější analýze jsme však nedovedli odhalit žádný environmentální faktor, který by pro samce hrál v terénních experimentech větší roli než pro samice. Proto soudíme, že námi pozorované výsledky budou patrně skutečně způsobeny pohlavně dimorfní termoregulační strategií.

5.7. Vliv vývojové teploty na zbarvení

Testovali jsme vliv vývojové teploty na zbarvení u *Eristalis tenax*.

Zbarvení pestřenek *Eristalis tenax* je značně variabilní, a přechází kontinuálně od světlých forem po velmi tmavé formy. Dříve publikovaná práce, které sledovala vliv vývojové teploty na zbarvení u *Eristalis tenax* ve Spojeném království (Heal, 1989), zjistila, že zbarvení *E. tenax* je do velké míry určeno geneticky a je ovlivněno pohlavím, ale vývojová teplota v něm zastává spíše podružnou roli. Naše výsledky s tímto závěrem dobře korespondují, a to i přesto, že námi studovaná jihoaustalská populace patrně čelí jiným klimatickým podmínkám a výzvám.

Eristalis tenax je tak mezi pestřenkami poměrně vzácnou výjimkou, u které byla prokázána vysoká nezávislost zbarvení na vývojové teplotě. U řady jiných druhů pestřenek, u kterých byl tento jev (termální melanismus) studován, byla objevena naopak vysoká závislost zbarvení na vývojové teplotě (Dušek & Láska, 1974), a to i u příbuzného druhu *Eristalis arbustorum* (Ottenheim et al., 1995). Obecně se předpokládá, že termální melanismus napomáhá svým nositelům zajistit v daných podmínkách efektivnější termoregulaci, a to zvláště za pomoci slunění. Současně se hypotetizuje o vlivu termálního melanismu na přežívání ve vysokých teplotách, a například u *Eristalis arbustorum* bylo prokázáno lepší přežívání světlých než tmavých forem v letních měsících (Ottenheim et al., 1999). Je tedy neobvyklé, že *Eristalis tenax* vykazuje termální melanismus v tak nízké míře, a že tento trend je stabilní i ve zcela odlišných klimatických podmínkách.

Jelikož vliv vývojové teploty na zbarvení byl dosud studován především u nepřesných mimetiků, a to hlavně mimetiků vos (Dušek & Láska, 1974), nedovedeme říct, zda přesní mimetici termální melanismus vykazují. Pestřenka *Eristalis tenax* je považována za přesnějšího mimetika než *Eristalis arbustorum*, a termální melanismus, na rozdíl od *E. arbustorum*, nevykazuje. Předpokládáme, že důvodem může být silný selekční tlak na vysokou podobnost modelu, a tedy i na vyšší „robustnost“ zbarvení. Pro obecnější závěry by však bylo vhodné studovat vliv vývojové teploty na zbarvení u dalších druhů přesnějších mimetiků.

Ve zbarvení se u *Eristalis tenax* vyskytuje značný pohlavní dimorfismus, samci vykazují světlejší zbarvení než samice. Tento trend byl již dříve popsán v literatuře (Heal, 1982), a byl průkazně patrný i z našich výsledků.

5.8. Vliv vývojové teploty na morfologii

Zvětšení křídel a/nebo hrudi v reakci na teplotu bylo popsáno u řady druhů hmyzu (pro více detailů doporučujeme review na toto téma, Sibly & Atkinson, 1994), mj. u octomilky *Drosophila melanogaster* (David et al., 1994) a pestřenky *Eristalis arbustorum* (Ottenheim & Volmer, 1999). Tyto fenotypově plastické změny bývají považovány za přizpůsobení vývojové teplotě, neboť se předpokládá, že mohou ovlivňovat schopnost termoregulace. Při vývoji ve vysokých teplotách se u některého hmyzu vyvíjí v poměru k tělu kratší křídla, zatímco v nízkých teplotách naopak delší křídla (David et al., 1994; Ottenheim & Volmer, 1999). Tento jev je často vysvětlován tím, že změna délky křídel by měla způsobit změnu frekvence mávání křídel, což by mělo hypoteticky napomoci efektivnější termoregulaci v dané teplotě. Vývoj v nízkých teplotách také v některých případech vede ke zvětšování tělesné velikosti, což by mělo napomáhat nižším tepelným ztrátám, a tedy snazšímu udržování tělesné teploty (Sibly & Atkinson, 1994).

V našich výsledcích však křídla, hrud' i poměr křídel ke hrudi vykazovaly jednotný, unimodální trend, kdy nejdelší křídla, nejdelší hrud' i největší podíl délky křídel ku hrudi měly pestřenky *E. tenax* vyvíjející se v 18 °C, oproti pestřenkám z 12 °C a 25 °C. Oproti očekávání se tedy křídla a jejich poměr vůči hrudi zmenšovaly nejen ve vysokých (25 °C) teplotách, nýbrž i nízkých (12 °C) a velikost hrudi se zvětšovala nejen v nízkých teplotách (12 °C), nýbrž i vysokých (25 °C). To poněkud nabourává předchozí hypotézu o přizpůsobení se vývojové teplotě, neboť pozorované trendy touto hypotézou nelze bez dodatků vysvětlit. Jelikož vývojová teplota u *Eristalis tenax* patrně neovlivňuje hmotnost ani její změny v čase (viz níže), nemůžeme pozorované trendy přiřknout ani odlišnostem v hmotnosti, a tedy nutnosti vyrovnávat se s různým zatížením křídel. Roli by mohl hrát fakt, že v 12 °C a zvláště v 25 °C panovala výrazně nižší úspěšnost ekloze, a je možné, že nějaká část variability (např. jedinci, kteří by v dospělosti měli dlouhá křídla) se neobjevila proto, že se její nositelé zkrátka vůbec nevylíhli. Nicméně vzhledem k rozsahům pro jednotlivé vývojové teploty nepředpokládáme, že by tato skutečnost ve výsledcích hrála příliš zásadní roli. Nelze také například vyloučit, že by *Eristalis tenax* mohl vykazovat odlišné výsledky v jiné části svého areálu rozšíření, například v Evropě (neboť výše zmíněný výzkum *Eristalis arbustorum* probíhal na evropské populaci, zatímco naše experimenty probíhaly v Jižní Austrálii).

Samice mají delší křídla, hrud' i poměr křídel ku hrudi než samci. Velká relativní (v poměru k hrudi) velikost křídel je patrně způsobena mj. tím, že samice nabírají v průběhu času na váze (viz níže) kvůli dozrávání vajíček, a tak potřebují rostoucí váhu unést. Současně s tím mohou samci svá kratší křídla využívat k vyšší obratnosti v letu, což je favorizuje v pohlavním výběru. Ne u všech druhů pestřenek však mají samice delší křídla v poměru k tělu než samci, u některých druhů, zejména z rodů *Cheilosia* a *Xylota*, je tento poměr obrácený (Gilbert, 1985). Důvody tohoto jevu dosud nejsou objasněny.

Naše výsledky tedy nejsou v souladu s výsledky u příbuzného druhu *Eristalis arbustorum* (Ottenheim & Volmer, 1999). Na základě současného poznání nemůžeme snadno určit, čím je tato odlišnost způsobena, ale oba druhy se v mnoha rysech liší, například v celkové tělesné velikosti, míře závislosti zbarvení na vývojové teplotě (Heal, 1989; Ottenheim et al., 1995), velikosti areálu rozšíření a nejspíš i přesnosti mimeze (Mostler, 1935). Pro odhalení příčin rozdílů v našich výsledcích oproti výsledkům u *E. arbustorum*, a současně i pro odhalení příčin rozdílů v pohlavně vázané velikosti křídel u různých druhů pestřenek (Gilbert, 1985), by byl zapotřebí další výzkum.

5.9. Vliv vývojové teploty na hmotnost

Zatímco morfologie (velikost hrudi, křídel a poměr mezi nimi) pestřenky *Eristalis tenax* byly ovlivněny vývojovou teplotou (viz výše), na hmotnost a její změny v čase neměla vývojová teplota průkazný vliv.

Samice byly těžší než samci a v průběhu času také jejich hmotnost na rozdíl od samců rostla, což patrně souvisí se sexuální maturací, která u pestřenek probíhá až po eklozi (Haslett, 1989). Samice během maturace výrazně zvyšují svou tělesnou hmotnost, zatímco hmotnost samců je téměř neměnná. Naše výsledky byly v tomto ohledu zcela konzistentní s dříve publikovanými pracemi (Ottenheim et al., 1995).

5.10. Vliv vývojové teploty na přežívání

Dříve publikovaná studie (Ottenheim et al., 1999), která pracovala s pestřenkami *Eristalis arbustorum*, došla k závěru, že jedinci *E. arbustorum*, kteří se vyvíjeli ve 20 °C, vykazovali ve voliérách v létě lepší přežívání, než jedinci vyvíjející se v 10 °C. Autoři tuto skutečnost přičítali fenotypové plasticitě, a hypotetizovali, že se takto pestřenky mohou přizpůsobovat své vývojové teplotě. Podle našich výsledků však pestřenky přežívaly při

držení v pokojové teplotě, která dosahovala 21,5 °C (± 1 °C), výrazně lépe, pokud se vyvíjely v 18 °C, než pokud se vyvíjely v 25 °C nebo 12 °C.

Na základě těchto výsledků se kloníme k vysvětlení, že za pozorovanými trendy v našich i dříve publikovaných datech (Ottenheim et al., 1999) nestojí fenotypová plasticita, nýbrž optimum vývojové teploty, které u rodu *Eristalis* možná leží kolem 18-20 °C, a při vývoji v nízkých i vysokých teplotách je tak přežívání sníženo.

6. Závěr

V této diplomové práci jsme se za pomoci experimentálních přístupů věnovali vztahu mezi mimezí, termoregulací a dalšími selekčními tlaky u čeledi pestřenkovitých (Diptera, Syrphidae), kteří jsou mimetiky žahadlových blanokřídlých (Hymenoptera, Aculeata). Ověřovali jsme, zda udržování nepřesné mimeze u pestřenkovitých lze vysvětlit tzv. hypotézou evolučních omezení (Taylor et al., 2016), a dále, jak vývojová teplota ovlivňuje pestřenky (na modelovém druhu *Eristalis tenax*).

Hypotéza evolučních omezení vychází ze skutečnosti, že nepřesně mimetizující pestřenky jsou tmavší než přesně mimetizující, a předpokládá, že toto tmavší zbarvení vede sice k menší podobnosti s modelem, ale současně i lepší schopnosti termoregulace, než mají přesní mimetici (Taylor et al., 2016). Naše výsledky však ukazují, že přesní a nepřesní mimetici se v termoregulaci nejspíše neliší. Přesnost neovlivňovala rozdíl mezi teplotou těla a teplotou okolí (T_{diff} , také „temperature excess“), ani to, jak moc byl tento rozdíl určen sluněním (baskingem).

Schopnost termoregulace však vykazovala pohlavně dimorfní trendy. Zatímco schopnost termoregulace samců (měřená jako T_{diff}) se lišila mezi mimetiky napodobující různé modely (mimetici čmeláků > mimetici včely medonosné > mimetici vos > mimetici drobných tmavých včel) a závisela na prováděné činnosti (letící > sedící), samice vykazovaly stabilní, nižší T_{diff} nezávisle na napodobovaném modelu nebo činnosti.

Výše pozorované trendy si vysvětlujeme tím, že u samců je patrně ze strany pohlavního výběru vytvářen velký tlak na schopnost termoregulace, zvláště v letu, neboť je rozhodující pro úspěch při dvoření (lekování). Samice si naopak udržují spíše stabilní teplotu, mj. kvůli zabezpečení správného dozrání vajíček. Usuzujeme, že mimetici různých modelů mají kvůli rozdílné morfologii (tvar těla, chlupatost) různý potenciál ke zvyšování T_{diff} , přičemž samci tento potenciál plně využívají pro úspěch v pohlavním výběru, zatímco samice jej spíše kompenzují, mj. zvýšeným odparem vody, aby se nepřehřály.

Na základě našich dat tedy nemůžeme říct, že by nepřesná mimeze byla u pestřenek udržována výlučně protichůdným tlakem na efektivní termoregulaci. Sice v některých případech spolu s dalšími tlaky (např. pohlavním výběrem) může posouvat zbarvení směrem k nižší přesnosti, ale tento efekt je spíše minoritní. Fenomén nepřesné mimeze u pestřenkovitých tedy výlučně tlakem na termoregulaci vysvětlit nedovedeme.

Dále jsme u pestřenky *Eristalis tenax*, mimetika včely medonosné, studovali vliv vývojové teploty. Ověřili jsme, že *E. tenax*, na rozdíl od příbuzného, méně přesně mimetizujícího druhu *E. arbustorum*, nevykazuje termální melanismus. U *Eristalis tenax* však teplota, ve které se pestřenka vyvíjí, ovlivňuje schopnost zůstat aktivní v nízkých teplotách. Díky tomu může *E. tenax* zachovávat neměnnost zbarvení, a tedy i vyšší podobnost svému modelu, ale současně se přizpůsobuje teplotám, kterým v daném prostředí čelí. Domníváme se, že se jedná o fyziologickou adaptaci, která u *E. tenax* nahrazuje termální melanismus.

Současně naše výsledky oponují dříve publikované hypotéze, že termální melanismus pestřenek napomáhá lepšímu přežívání v teplotě, ve které se pestřenky vyvíjely. Přežívání sice je ovlivněno teplotou při vývoji, ale spíše, než s termálním melanismem, nejspíše souvisí s optimální teplotou při vývoji nebo fenotypovou plasticitou nezávislou na zbarvení.

Vývojová teplota měla také vliv na velikost hrudi, velikost křídel, poměr velikosti křídel k hrudi a aktivitu v různých teplotách, což jsou všechno proměnné, které mohou úzce souviset se schopností termoregulace. Morfologické změny po vystavení různým vývojovým teplotám u *E. tenax* nicméně vykazovaly jiné trendy než u příbuzného druhu *E. arbustorum*, což je poměrně překvapivé. Fenotypová plasticita v závislosti na teplotě bude asi poměrně rozšířeným jevem, který zasahuje do řady oblastí života pestřenek, nicméně o ní a jejích důsledcích zatím mnoho nevíme.

7. Seznam použité literatury

- Azmeh, S., Owen, J., Sorensen, K., Grewcock, D., & Gilbert, F. (1998). Mimicry profiles are affected by human-induced habitat changes. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 265(1412), 2285–2290.
- Barber, J. R., & Conner, W. E. (2007). Acoustic mimicry in a predator-prey interaction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(22), 9331–9334.
- Bureau of Meteorology, <<http://www.bom.gov.au/>>. Retrieved 11. 08. 2019.
- Bates, H. W. (1862). XXXII. Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconidæ. *Transactions of the Linnean Society of London*, 23(3), 495–566.
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., ... & Settele, J. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313(5785), 351–354.
- Bogush, P. (2016). Morphological, colour and behavioural mimicry of cuckoo bees by the hoverfly *Eumerus tricolor* (Fabricius)(Diptera: Syrphidae). *Entomologica Fennica*, 27(3), 133–138.
- Cott, H. B. (1940). *Adaptive coloration in animals*. Získáno z <http://archive.org/details/adaptivecolorati00cott>
- Cuthill, I., & Bennett, A. (1993). Mimicry and the eye of the beholder. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 253(1337), 203–204.
- David, J. R., Moreteau, B., Gauthier, J. P., Pétavy, G., Stockel, A., & Imasheva, A. G. (1994). Reaction norms of size characters in relation to growth temperature in *Drosophila melanogaster*: an isofemale lines analysis. *Genetics Selection Evolution*, 26(3), 229.
- Digby, P. S. (1955). Factors affecting the temperature excess of insects in sunshine. *Journal of Experimental Biology*, 32(2), 279–298.
- Dittrich, W., Gilbert, F., Green, P., Mcgregor, P., & Grewcock, D. (1993). Imperfect mimicry – a pigeons perspective. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 251(1332), 195–+.
- Dlusski, G. M. (1984). Dipteran insects protected by their similarity to stinging hymenoptera. *Biulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 89(5), 25–40.
- Duncan, C. J., & Sheppard, P. M. (1965). Sensory discrimination and its role in the evolution of Batesian mimicry. *Behaviour*, 269–282.
- Dušek, J., & Láska, P. (1974). Influence of temperature during pupal development on the colour of syrphid adults (Syrphidae, Diptera). *Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Purkynianae Brun.(Biol.)*, 15, 77–81.
- Edmunds, M. (2000). Why are there good and poor mimics?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(3), 459–466.

- Edney, E. B., & Barrass, R. (1962). The body temperature of the tsetse fly, *Glossina morsitans* Westwood (Diptera, Muscidae). *Journal of Insect Physiology*, 8(4), 469-481.
- Egelhaaf, M., Böddeker, N., Kern, R., Kretzberg, J., Lindemann, J. P., & Warzecha, A. K. (2003). Visually guided orientation in flies: case studies in computational neuroethology. *Journal of Comparative Physiology A*, 189(6), 401-409.
- Gilbert, F. S. (1984). Thermoregulation and the structure of swarms in *Syrphus ribesii* (Syrphidae). *Oikos*, 249-255.
- Gilbert, F. (2005). The evolution of imperfect mimicry. In M. D. E. Fellowes, G. J. Holloway, & J. Rolff (Ed.), *Insect evolutionary ecology*. CABI Publishing.
- Golding, Y. C., Ennos, A. R., & Edmunds, M. (2001). Similarity in flight behaviour between the honeybee *Apis mellifera* (Hymenoptera: apidae) and its presumed mimic, the dronefly *Eristalis tenax* (Diptera: syrphidae). *The Journal of experimental biology*, 204(Pt 1), 139-145.
- Golding, Y. C., Edmunds, M., & Ennos, A. R. (2005). Flight behaviour during foraging of the social wasp *Vespa vulgaris* (Hymenoptera: Vespidae) and four mimetic hoverflies (Diptera: Syrphidae) *Sericomyia silentis*, *Myathropa florea*, *Helophilus* sp. and *Syrphus* sp. *Journal of experimental biology*, 208(23), 4523-4527.
- Hart, A. J., Bale, J. S., & Fenlon, J. S. (1997). Developmental threshold, day-degree requirements and voltinism of the aphid predator *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Annals of Applied Biology*, 130(3), 427-437.
- Hassall, C., Billington, J., & Sherrat, T. N. (2019). Climate-induced phenological shifts in a Batesian mimicry complex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(3), 929-933.
- Heal, J. R. (1982). Color Patterns of Syrphidae: IV. Mimicry and variation in natural-populations of *Eristalis tenax*. *Heredity*, 49(AUG), 95-109.
- Heal, J. R. (1989). Variation and seasonal-changes in hoverfly species: Interactions between temperature, age and genotype. *Biological Journal of the Linnean Society*, 36(3), 251-269.
- Heinrich, B., & Pantle, C. (1975). Thermoregulation in small flies (*Syrphus* sp.): basking and shivering. *Journal of Experimental Biology*, 62(3), 599-610.
- Hodos, W., & Bonbright, J. C. (1972). The detection of visual intensity differences by pigeons. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 18(3), 471-479.
- Holloway, B. A. (1976). Pollen-feeding in hover-flies (Diptera: Syrphidae). *New Zealand journal of zoology*, 3(4), 339-350.
- Hondelmann, P., & Poehling, H.-M. (2007). Diapause and overwintering of the hoverfly *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 124(2), 189-200.
- Howarth, B., Clee, C., & Edmunds, M. (2000). The mimicry between British Syrphidae (Diptera) and aculeate Hymenoptera. *British Journal of Entomology and Natural History*, 13(1), 1-39.

- Howse, P. E., & Allen, J. A. (1994). Satyric mimicry – the evolution of apparent imperfection. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 257(1349), 111–114.
- Huettnner, A. F. (1924). Maturation and fertilization in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Morphology*, 39(1), 249–265.
- Hull, F. M. (1945). A revisional study of the fossil Syrphidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 95, 251–355.
- Kikuchi, D. W., & Pfennig, D. W. (2013). Imperfect mimicry and the limits of natural selection. *The Quarterly review of biology*, 88(4), 297–315.
- Kleckova, I., Konvicka, M., & Klecka, J. (2014). Thermoregulation and microhabitat use in mountain butterflies of the genus *Erebia*: Importance of fine-scale habitat heterogeneity. *Journal of Thermal Biology*, 41, 50–58.
- Kunte, K. (2009). The diversity and evolution of batesian mimicry in *Papilio* swallowtail butterflies. *Evolution*, 63(10), 2707–2716.
- Mazánek, L. 2006: Syrphidae Latreille, 1802. In Jedlička L., Stloukalová V. & Kúdela M. (eds), *Checklist of Diptera of the Czech Republic and Slovakia. Electronic version 1*. <<http://zoology.fns.uniba.sk/diptera>>. Retrieved 11. 08. 2019.
- McGuire, L., Van Gossum, H., Beirinckx, K., & Sherratt, T. N. (2006). An empirical test of signal detection theory as it applies to Batesian mimicry. *Behavioural processes*, 73(3), 299–307.
- McIver, J. D., & Stonedahl, G. (1993). Myrmecomorphy – morphological and behavioral mimicry of ants. *Annual Review of Entomology*, 38, 351–379.
- Mengual, X., Ståhls, G. & Rojo, S. (2015). Phylogenetic relationships and taxonomic ranking of pipizine flower flies (Diptera: Syrphidae) with implications for the evolution of aphidophagy. *Cladistics*, 31, 491–508.
- Mostler, G. (1935). Beobachtungen zur frage der wespenmimikry. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 29(3), 381–454.
- Nicholas, S., Thyselius, M., Holden, M., & Nordstrom, K. (2018). Rearing and long-term maintenance of *Eristalis tenax* hoverflies for research studies. *Journal of Visualized Experiments*, (135), e57711.
- Ottenheim, M. M., Waller, G. E., & Holloway, G. J. (1995). The influence of the development rates of immature stages of *Eristalis arbustorum* (Diptera; Syrphidae) on adult abdominal colour pattern. *Physiological entomology*, 20(4), 343–348.
- Ottenheim, M. M., & Volmer, A. D. (1999). Wing length plasticity in *Eristalis arbustorum* (Diptera: Syrphidae). *Netherlands Journal of Zoology*, 49(1), 15–27.
- Ottenheim, M. M., Wertheim, B., Holloway, G. J., & Brakefield, P. M. (1999). Survival of colour-polymorphic *Eristalis arbustorum* hoverflies in semi-field conditions. *Functional Ecology*, 13(1), 72–77.
- Pekár, S., Jarab, M., Fromhage, L., & Herberstein, M. E. (2011). Is the evolution of inaccurate mimicry a result of selection by a suite of predators? A case study using myrmecomorphic spiders. *American Naturalist*, 178(1), 124–134.

- Penney, H. D., Hassall, C., Skevington, J. H., Abbott, K. R., & Sherratt, T. N. (2012). A comparative analysis of the evolution of imperfect mimicry. *Nature*, 483(7390), 461.
- Penney, H. D., Hassall, C., Skevington, J. H., Lamborn, B., & Sherratt, T. N. (2014). The relationship between morphological and behavioral mimicry in hover flies (Diptera: Syrphidae). *American Naturalist*, 183(2), 281–289.
- Rashed, A., Khan, M. I., Dawson, J. W., Yack, J. E., & Sherratt, T. N. (2008). Do hoverflies (Diptera: Syrphidae) sound like the Hymenoptera they morphologically resemble?. *Behavioral Ecology*, 20(2), 396–402.
- Rettenmeyer, C. W. (1970). Insect Mimicry. *Annual Review of Entomology*, 15, 43–74.
- Roper, T. J., & Cook, S. E. (1989). Responses of chicks to brightly colored insect prey. *Behaviour*, 110, 276–293.
- Rotheray, G. E., & Gilbert, F. (2011). *The natural history of hoverflies*. Tresaith, Wales, UK: Forrest Text.
- Sherratt, T. N. (2002). The evolution of imperfect mimicry. *Behavioral Ecology*, 13(6), 821–826. h
- Sibly, R. M., & Atkinson, D. (1994). How rearing temperature affects optimal adult size in ectotherms. *Functional Ecology*, 486–493.
- Siddiqui, W. H., & Barlow, C. A. (1972). Population growth of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) at constant and alternating temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*, 65(5), 993–1001.
- Speight, M. C. D. (2015). *StN key for the identification of the genera of European Syrphidae (Diptera)*. Dublin: Syrph the Net publications.
- Speight, M. C. D., & Sarthou, J.-P. (2015). *StN keys for the identification of the European species of various genera of Syrphidae (Diptera)*. Dubin: Syrph the Net publications.
- Srygley, R. B. (1999). Locomotor mimicry in *Heliconius* butterflies: Contrast analyses of flight morphology and kinematics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 354(1380), 203–214.
- Ssymank, A., Kearns, C. A., Pape, T., & Thompson, F. C. (2008). Pollinating flies (Diptera): a major contribution to plant diversity and agricultural production. *Biodiversity*, 9(1-2), 86–89.
- Ståhls, G., Hippa, H., Rotheray, G., Muona, J. & Gilbert, F. (2003). Phylogeny of Syrphidae (Diptera) inferred from combined analysis of molecular and morphological characters. *Systematic Entomology*, 28, 433–450.
- Stevenson, R. D. (1985). The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body-temperature in terrestrial ectotherms. *American Naturalist*, 126(3), 362–386.
- Stobbe, N., Dimitrova, M., Merilaita, S., & Schaefer, H. M. (2009). Chromaticity in the UV/blue range facilitates the search for achromatically background-matching

prey in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 364(1516), 511–517.

- Taylor, C. H., Reader, T., & Gilbert, F. (2016). Why many Batesian mimics are inaccurate: Evidence from hoverfly colour patterns. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 283(1842), 20161585.
- Taylor, C. H., Warrin, J., Gilbert, F., & Reader, T. (2017). Which traits do observers use to distinguish Batesian mimics from their models? *Behavioral Ecology*, 28(2), 460–470.
- Thompson, F. C. & Rotheray, G. (1998). Family Syrphidae. *Contribution to a Manual of Palearctic Diptera*, 3, 81-139.
- Thompson, F.C., Vockeroth, J.R., 1989. 51. Family Syrphidae. In: Evenhuis (Ed.), *Catalog of the Diptera of Australasia and Oceania*, pp. 437–458.
- Thyselius, M., & Nordström, K. (2016). Hoverfly locomotor activity is resilient to external influence and intrinsic factors. *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 202(1), 45–54.
- Tomlinson, S., & Menz, M. H. (2015). Does metabolic rate and evaporative water loss reflect differences in migratory strategy in sexually dimorphic hoverflies?. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 190, 61-67.
- Toolson, E. C. (1987). Water profligacy as an adaptation to hot deserts: water loss rates and evaporative cooling in the Sonoran Desert cicada, *Diceroprocta apache* (Homoptera: Cicadidae). *Physiological Zoology*, 60(4), 379-385.
- van Veen, M. P. (2014). *Hoverflies of Northwest Europe: Identification Keys to the Syrphidae*. Získáno z <https://brill.com/view/title/25546>
- Waldbauer, G. P. (1970). Mimicry of hymenopteran antennae by Syrphidae. *Psyche*, 77(1), 45–49.
- Wiegmann, B.M., Yeates, D.K., Thorne, J.L. & Kishino, H. (2003). Time flies, a new molecular time-scale for brachyceran fly evolution without a clock. *Systematic Biology*, 52, 745–756.
- Wiegmann, B.M., Trautwein, M.D., Winkler, I.S., Barr, N.B., Kim, J.W., Lambkin, C., Bertone, M.A., Cassel, B.K., Bayless, K.M., Heimberg, A.M. et al. (2011). Episodic radiations in the fly tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 5690–5695.
- Yeates, D.K., Wiegmann, B.M., Courtney, G.W., Meier, R., Lambkin, C. & Pape, T. (2007). Phylogeny and systematics of Diptera: two decades of progress and prospects. *Zootaxa*, 1668, 565–590.
- Young, A.D., Lemmon, A.R., Skevington, J.H., Mengual, X., Ståhls, G., Reemer, M., Jordaens, K., Kelso, S., Lemmon, E.M., Hauser, M. et al. (2016). Anchored enrichment dataset for true flies (order Diptera) reveals insights into the phylogeny of flower flies (family Syrphidae). *BMC Evolutionary Biology*, 16, 143.

Přílohy

7.1. Seznam druhů z terénních pokusů a jimi napodobovaných modelů

Druh = druh pestřenky, Has. model = napodobovaný model podle Hassall et al. (2016), Has.presnost = přesnost mimeze podle Hassall et al. (2016), How.model = napodobovaný model podle Howarth et al. (2000), Jiné = napodobovaný model podle jiné studie (hodnocený lidmi), Tay.model = napodobovaný model podle Taylor et al. (2019), Tay.presnost = napodobovaný model podle Taylor et al. (2019)

Oranžově jsou podbarvené sloupce s hodnocením lidskými pozorovateli, fialově s hodnocením analýzou obrazu. V případě, že jsme přesnost nebo napodobovaný model aproximovali z morfologicky podobného, příbuzného druhu, je to v tabulce uvedeno („aprox. dle ...“).

Seznam zkratk latinských názvů modelů viz 7.2.

Druh	Has.model	Has.presnost	How.model	Jiné	Tay.model	Tay.presnost
<i>Anasimyia lineata</i>	<i>E. cruciger</i>	6.0	<i>C. inermis</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.833
<i>Brachypalpus valgus</i>				přesný mimetik <i>A. mellifera</i> (Golding et al. 2001)		
<i>Dasysyrphus tricinatus</i>	<i>E. cruciger</i>	5.4	<i>N. spinosus</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.809
<i>Dasysyrphus venustus</i>	<i>D. sylvestris</i> (aprox. dle <i>Dasysyrphus</i> <i>albostriatus</i>)	5.6 (aprox. dle <i>Dasysyrphus</i> <i>albostriatus</i>)			<i>A. mellifera</i>	
<i>Didea intermedia</i>					<i>V. vulgaris</i> (aprox. dle <i>Didea</i> <i>fasciata</i>)	0.83 (aprox. dle <i>Didea fasciata</i>)
<i>Epistrophe eligans</i>					<i>A. mellifera</i>	0.736
<i>Episyrphus balteatus F</i>	<i>V. germanica</i>	8.0	<i>Nomada spp.</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.828
<i>Episyrphus balteatus M</i>	<i>V. germanica</i>	8.0	<i>Nomada spp.</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.802
<i>Eristalis arbustorum F</i>	<i>A. mellifera</i> (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)	6.0 (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)	<i>A. mellifera</i> , <i>A. flavipes</i> , <i>S. punctulatissima</i>		<i>A. mellifera</i>	0.798
<i>Eristalis arbustorum M</i>	<i>A. mellifera</i> (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)	6.0 (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)	<i>A. mellifera</i> , <i>A. flavipes</i> , <i>S. punctulatissima</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.789
<i>Eristalis horticola</i>	<i>A. mellifera</i> (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)	6.0 (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)			<i>A. mellifera</i>	0.791
<i>Eristalis interruptus</i>	<i>A. mellifera</i> (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)	6.0 (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)			<i>A. mellifera</i>	0.784
<i>Eristalis intricaria</i>			<i>B. terrestris</i> , <i>B. pratorum</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.778
<i>Eristalis jugorum</i>	<i>A. mellifera</i> (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)	6.0 (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)				
<i>Eristalis pertinax F</i>	<i>D. media</i>	6.0	<i>A. mellifera</i>		<i>A. mellifera</i>	0.732
<i>Eristalis pertinax M</i>	<i>D. media</i>	4.8	<i>A. mellifera</i>		<i>A. mellifera</i>	0.749

<i>Eristalis rupium</i>	<i>A. mellifera</i> (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)	6.0 (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)	<i>A. mellifera</i>			
<i>Eristalis similis</i>	<i>A. mellifera</i> (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)	6.0 (aprox. dle <i>Eristalis tenax</i>)				
<i>Eristalis tenax F</i>	<i>A. mellifera</i>	6.0	<i>A. mellifera</i>		<i>A. mellifera</i>	0.78
<i>Eristalis tenax M</i>	<i>A. mellifera</i>	6.0	<i>A. mellifera</i>		<i>A. mellifera</i>	0.66
<i>Eupeodes cf. bucculatus</i>	<i>E. variegatus</i> (aprox. dle <i>Eupeodes corollae</i>)	6.7				
<i>Eupeodes corollae</i>	<i>E. variegatus</i>	6.7			<i>V. vulgaris</i>	0.839
<i>Helophilus hybridus F</i>	<i>E. cruciger</i> (aprox. dle <i>Helophilus pendulus</i>)	5.3 (aprox. dle <i>Helophilus pendulus</i>)	<i>Dolichovespula spp., Vespula spp.</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.81
<i>Helophilus hybridus M</i>	<i>E. cruciger</i> (aprox. dle <i>Helophilus pendulus</i>)	5.3 (aprox. dle <i>Helophilus pendulus</i>)	<i>Dolichovespula spp., Vespula spp.</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.752
<i>Helophilus pendulus F</i>	<i>E. cruciger</i>	5.3	<i>Dolichovespula spp., Vespula spp.</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.844
<i>Helophilus pendulus M</i>	<i>E. cruciger</i>	5.3	<i>Dolichovespula spp., Vespula spp.</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.844
<i>Helophilus trivittatus</i>	<i>E. cruciger</i> (aprox. dle <i>Helophilus pendulus</i>)	5.3 (aprox. dle <i>Helophilus pendulus</i>)	<i>Dolichovespula spp., Vespula spp.</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.833
<i>Cheilosia himantopa</i>	<i>A. chrysosceles</i> (aprox. dle <i>Cheilosia impressa</i>)	6.6 (aprox. dle <i>Cheilosia impressa</i>)				
<i>Cheilosia illustrata</i>	<i>M. centuncularis</i>	6.4	<i>A. cineraria, B. pratorum</i>			
<i>Cheilosia sp1</i>	<i>A. chrysosceles</i> (aprox. dle <i>Cheilosia impressa</i>)	6.6 (aprox. dle <i>Cheilosia impressa</i>)				
<i>Cheilosia sp2</i>	<i>A. chrysosceles</i> (aprox. dle <i>Cheilosia impressa</i>)	6.6 (aprox. dle <i>Cheilosia impressa</i>)				
<i>Chrysotoxum bicinctum</i>	<i>E. cruciger/N. flava</i>	5.2	<i>A. mystaceus</i>			
<i>Chrysotoxum cautum</i>	<i>E. variegatus/V. vulgaris</i>	7.0	<i>Dolichovespula spp., Vespula spp., Anthidium spp.</i>		<i>V. crabro</i> (aprox. dle <i>Chrysotoxum arcuatum</i>)	0.848 (aprox. dle <i>Chrysotoxum arcuatum</i>)
<i>Chrysotoxum fasciolatum</i>	<i>E. variegatus/V. vulgaris</i> (aprox. dle <i>Chrysotoxum cautum</i>)	7.0 (aprox. dle <i>Chrysotoxum cautum</i>)	<i>Dolichovespula spp., Vespula spp., Anthidium spp.</i>		<i>V. crabro</i> (aprox. dle <i>Chrysotoxum arcuatum</i>)	0.848 (aprox. dle <i>Chrysotoxum arcuatum</i>)
<i>Chrysotoxum verralli</i>	<i>E. variegatus/V. vulgaris</i> (aprox. dle <i>Chrysotoxum cautum</i>)	7.0 (aprox. dle <i>Chrysotoxum cautum</i>)	<i>Dolichovespula spp., Vespula spp., Anthidium spp.</i>		<i>V. crabro</i> (aprox. dle <i>Chrysotoxum arcuatum</i>)	0.848 (aprox. dle <i>Chrysotoxum arcuatum</i>)
<i>Melanostoma mellinum</i>	<i>L. albipes</i>	5.5	<i>C. quadrimaculatus</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.706
<i>Melanostoma scalare F</i>	<i>L. albipes</i> (aprox. dle <i>Melanostoma mellinum</i>)	5.5 (aprox. dle <i>Melanostoma mellinum</i>)	<i>C. quadrimaculatus</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.755
<i>Melanostoma scalare M</i>	<i>L. albipes</i> (aprox. dle <i>Melanostoma mellinum</i>)	5.5 (aprox. dle <i>Melanostoma mellinum</i>)	<i>C. quadrimaculatus</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.638

<i>Meliscaeva cinctella</i>	<i>V. germanica</i> (aprox. dle <i>Meliscaeva auricollis</i>)	5.0 (aprox. dle <i>Meliscaeva auricollis</i>)	<i>C. quadrimaculatus</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.782
<i>Myathropa florea</i> F	<i>E. variegatus</i>	7.3	<i>Dolichovespula</i> spp., <i>Vespula</i> spp.		<i>V. vulgaris</i>	0.817
<i>Myathropa florea</i> M	<i>E. variegatus</i>	7.3	<i>Dolichovespula</i> spp., <i>Vespula</i> spp.		<i>V. vulgaris</i>	0.833
<i>Parhelophilus frutetorum</i>	<i>E. variegatus</i> (aprox. dle <i>Parhelophilus versicolor</i>)	6.0 (aprox. dle <i>Parhelophilus versicolor</i>)	<i>V. rufa</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.86
<i>Platycheirus albimanus</i> F	<i>V. germanica</i> (aprox. dle <i>Platycheirus clypeatus</i>)	5.5 (aprox. dle <i>Platycheirus clypeatus</i>)	<i>C. quadrimaculatus</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.797
<i>Platycheirus albimanus</i> M	<i>V. germanica</i> (aprox. dle <i>Platycheirus clypeatus</i>)	5.5 (aprox. dle <i>Platycheirus clypeatus</i>)	<i>C. quadrimaculatus</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.735
<i>Scaeva pyrastris</i>	<i>E. cruciger</i>	6.8	<i>Bembix rostrata</i>			
<i>Sericomyia lappona</i>	<i>E. variegatus</i>	6.6	<i>A. quadrimaculata</i> , <i>A. flavipes</i> , <i>A. labialis</i>		<i>V. crabro</i>	0.791
<i>Sericomyia silentis</i> F	<i>E. variegatus</i>	6.6	<i>Dolichovespula</i> spp., <i>Vespula</i> spp.		<i>V. crabro</i>	0.807
<i>Sericomyia silentis</i> M	<i>E. variegatus</i>	6.6	<i>Dolichovespula</i> spp., <i>Vespula</i> spp.		<i>V. crabro</i>	0.813
<i>Sphaerophoria scripta</i> F	<i>L. albipes</i>	5.4	<i>C. quinquefasciata</i> , <i>C. quadrimaculatus</i> , <i>E. spp.</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.777
<i>Sphaerophoria scripta</i> M	<i>L. albipes</i>	5.4	<i>C. quinquefasciata</i> , <i>C. quadrimaculatus</i> , <i>E. spp.</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.645
<i>Syrirta pipiens</i> F	<i>L. albipes</i>	6	<i>C. quadrimaculatus</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.757
<i>Syrirta pipiens</i> M	<i>L. albipes</i>	6	<i>C. quadrimaculatus</i>		<i>V. vulgaris</i>	0.638
<i>Syrphus ribesii</i> F	<i>V. vulgaris</i>	7.2	<i>Dolichovespula</i> spp., <i>Vespula</i> spp.		<i>V. vulgaris</i>	0.83
<i>Syrphus ribesii</i> M	<i>V. vulgaris</i>	7.2	<i>Dolichovespula</i> spp., <i>Vespula</i> spp.		<i>V. vulgaris</i>	0.826
<i>Syrphus vitripennis</i> M	<i>V. vulgaris</i> (aprox. dle <i>S. ribesii</i>)	7.2 (aprox. dle <i>S. ribesii</i>)	<i>Dolichovespula</i> spp., <i>Vespula</i> spp.		<i>V. vulgaris</i>	0.818
<i>Temnostoma bombylans</i>				přesný mimetik <i>Vespula</i> spp. (Dittrich et al., 1993)		
<i>Temnostoma meridionale</i>				přesný mimetik <i>Vespula</i> spp. (Dittrich et al., 1993)		
<i>Temnostoma vespiforme</i>				přesný mimetik <i>Vespula</i> spp. (Dittrich et al., 1993)		
<i>Volucella bombylans</i>	<i>B. terrestris</i>	7.25	<i>B. spp.</i>			
<i>Volucella pellucens</i> F	<i>B. hortorum</i>	5.9			<i>A. mellifera</i>	0.667
<i>Volucella pellucens</i> M	<i>B. hortorum</i>	5.9			<i>A. mellifera</i>	0.668
<i>Xanthogramma pedisequum</i>	<i>V. rufa</i>	6.25	<i>C. cribrarius</i> , <i>E. spp.</i> , <i>Nomada</i> spp.		<i>V. vulgaris</i>	0.815
<i>Xylota segnis</i>	<i>L. albipes</i>	6.7			<i>V. crabro</i>	0.551

7.2. Seznam zkratek latinských názvů modelů

- A. cineraria* = *Andrena cineraria*
A. flavipes = *Andrena flavipes*
A. labialis = *Andrena labialis*
A. mellifera = *Apis mellifera*
A. mystaceus = *Argogorytes mystaceus*
A. quadrimaculata = *Andrena quadrimaculata*
B. spp. = *Bombus spp.*
B. hortorum = *Bombus hortorum*
B. terrestris = *Bombus terrestris*
C. cribrarius = *Crabro cribrarius*
C. inermis = *Coelioxys inermis*
C. quadrimaculatus = *Crossocerus quadrimaculatus*
C. quinquefasciata = *Cerceris quinquefasciata*
D. albostratus = *Dasysyrphus albostratus*
D. sylvestris = *Dolichovespula sylvestris*
E. spp. = *Epeolus spp.*
E. corollae = *Eupeodes corollae*
E. cruciger = *Epeolus cruciger*
E. variegatus = *Epeolus variegatus*
E. tenax = *Eristalis tenax*
L. albipes = *Lassiglossum albipes*
N. spinosus = *Nysson spinosus*
S. punctulatissima = *Stelis punctulatissima*
V. crabro = *Vespa crabro*
V. germanica = *Vespula germanica*
V. rufa = *Vespula rufa*
V. vulgaris = *Vespula vulgaris*